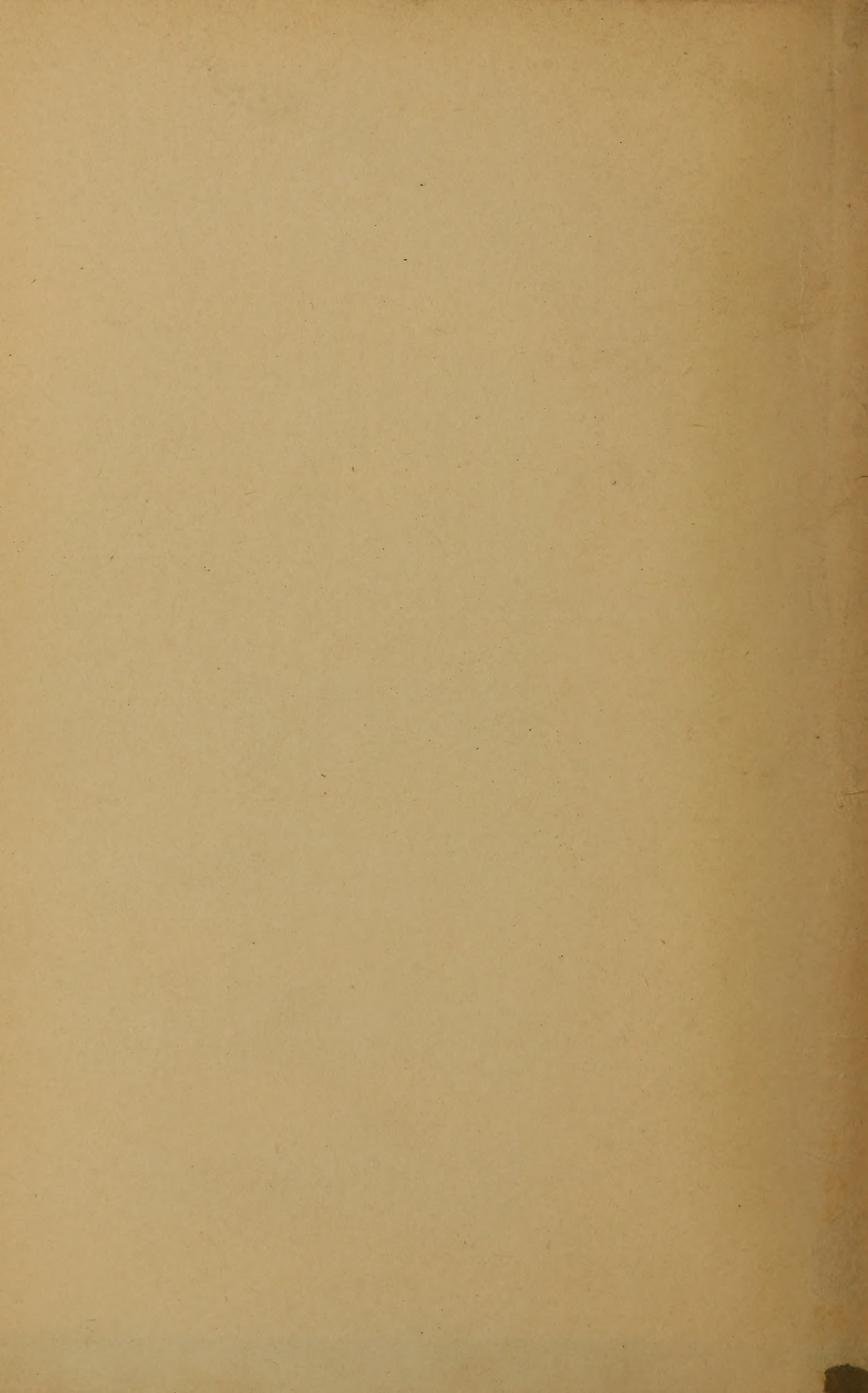
Beiträge
zur
Morphologie und Entstehungsgeschichte
der
Stärkekörner.

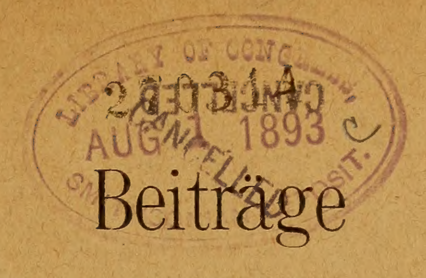
Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der philosophischen Doctorwürde
der
hohen philosophischen Facultät
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH
vorgelegt von

August Binz
aus Basel.

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. **Arnold Dodel**
Prof. Dr. **Hans Schinz.**

1892
Buchdruckerei von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3
München.





Beiträge
zur
Morphologie und Entstehungsgeschichte
der
Stärkekörner

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der philosophischen Doctorwürde
der
hohen philosophischen Facultät
der
UNIVERSITÄT ZÜRICH
vorgelegt von

August Binz
aus Basel.

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. **Arnold Dodel**
Prof. Dr. **Hans Schinz.**

1892
Buchdruckerei von Val. Höfling, Kapellenstrasse Nr. 3
München.



Es ist eine schon sehr oft behandelte Frage, auf welche Art die Stärkekörner wachsen und welche äusseren und inneren Factoren hiebei eine wichtige Rolle spielen. Wie so viele andere wissenschaftliche Probleme, wird auch dieses nur im Laufe der Zeit, gestüzt auf eine Menge Beobachtungen, endgiltig gelöst werden können. Aber in diesem Falle genügen selbst die genauesten und zahlreichsten Beobachtungen nicht zur vollständigen Lösung des Problems, so lange wir über die feinere innere Struktur der in Betracht kommenden chemischen Substanzen keinen genaueren Aufschluss von Seiten der Chemie erhalten.

Die Stärke ist ja sehr wahrscheinlich eine sog. Colloidsubstanz, über deren molecularen Aufbau wir noch gar nichts Genaues und irgendwie Zuverlässiges wissen. Erst wenn diese Frage von Seiten der Chemie gelöst sein wird, wird es möglich sein, über die Entstehung der Stärke eine endgiltige, auf positiven Thatsachen beruhende Antwort zu geben.

Dadurch ist aber die Lösung der Frage bis zu einem gewissen Grade durchaus nicht ausgeschlossen; so können wir in der That entscheiden, ob die Art des Wachsthums der Stärkekörner rein nur von innern Ursachen abhängt, wie dies Nägeli annahm, oder ob auch äussere Factoren eine Rolle spielen, d. h. ob nur die innere Struktur des einmal angelegten Stärkekornes sein weiteres Wachsthum beherrscht oder ob auch Factoren, die ausserhalb des Kornes in der Zelle vorhanden sind, wie das Protoplasma oder das Chlorophyllkorn, eine wesentliche Einwirkung ausüben. Beides wurde schon von verschiedenen Forschern behauptet und mit mehr oder weniger Glück zu einer Erklärung der Wachsthumserscheinungen der Stärkekörner verwerthet.

Wir können bei einem Rückblick auf die geschichtliche Entwickelung der Ansichten über die Entstehung und das Wachsthum der Stärkekörner drei Perioden unterscheiden:

In der ersten Periode erklärte man sich die Entstehung der Stärkekörner durch „Apposition“; diese Ansicht war hauptsächlich vertreten durch Schleiden, Unger, Crüger und Schacht. In der zweiten Periode galt allgemein die von Nägeli (1858) aufgestellte Intussusceptionstheorie und in der dritten Periode endlich, deren Anfang durch Schimper (1880) gemacht wurde, finden wir die Ansichten getheilt, indem sich die einen der Appositionstheorie, die eben von Schimper von neuem ans Tageslicht gezogen wurde, anschlossen, während andere an der Intussusceptionstheorie festhalten. Schon dieses allein zeigt uns, dass eben die Intussusceptionstheorie von Nägeli nicht mehr in allen Punkten den neueren Beobachtungen entsprechen konnte. Es ist sicher erwiesen, dass die Bildung der Stärkekörner durch Intussusception allein nicht mehr erklärt werden kann. Zur endgültigen Lösung der Frage können wir aber, wie schon hervorgehoben, nur langsam fortschreiten und es wäre sehr übereilt, wenn man aus dem einzigen Grunde, weil die Intussusceptionstheorie nicht in allen Punkten zur Erklärung der Erscheinungen genügt, dieselbe als absolute Unmöglichkeit schlechthin eliminiren wollte.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Laboratorium von Zürich ausgeführt, und es sei mir hier gestattet Herrn Professor Dodel und seinen Assistenten Frau Dr. Dodel und Herrn Dr. Overton für ihre Hilfe und Rathschläge, die sie mir bei der Ausführung meiner Untersuchungen zu Theil werden liessen, meinen besten Dank auszusprechen.

I. Theil.

Morphologie der Stärkekörner von Pellionia Daveauana.

Dodel bezeichnet in seiner Schrift „Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von *Pellionia Daveauana*“ diese Pflanze als ein zur Untersuchung der Stärkekörner besonders geeignetes Object. Der Verfasser der obigen Arbeit hat es mir dann auch überlassen, dasselbe einer genauen Untersuchung zu unterwerfen, während er nur auf die allgemeinen Gesichtspunkte aufmerksam machte.

Trotzdem ich Dodel in allen wesentlichen Punkten seiner Arbeit beistimmen muss, so scheint es mir doch etwas gewagt, wenn er sagt: „Ich habe beim Studium dieser Objecte die Ueberzeugung ge-

wonnen, dass die Stärkekörner im Stengel von *Pellionia* ganz entschieden durch Apposition wachsen.“ Thatsache ist, dass man an den Stärkekörnern von *Pellionia* die Beobachtung machen kann und dies hat auch Dodel hervorgehoben, dass das Korn stets dort am stärksten wächst, wo der Stärkebildner sitzt, dass sich dort warzenförmige Auswüchse bilden; daraus kann man aber noch nicht schliessen, dass das Wachsthum durch Apposition geschehe; man ist ebensowohl berechtigt anzunehmen, dass die stärkebildende Substanz vom Stärkebildner aus in das Stärkekorn eindringe und eben an jener Stelle, wo der Stärkebildner gerade sitzt, ein stärkeres Wachsthum durch eine Art Intussusception hervorrufe. Freilich wäre dies nicht die Intussusception wie sie der Theorie von Nägeli entsprechen würde. Ich würde aus diesem Grunde den von Dodel ausgesprochenen Satz dahin modificiren, dass das Stärkekorn immer dort wächst, wo es dem Stärkebildner ansitzt, dass also dieser gewissermassen eine Nahrung zuführende Function ausübt; das ruft dann den Eindruck hervor als würde an jener Stelle beständig neue Substanz aufgelagert, was in der That auch der Fall sein kann, aber bis jetzt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist. Ich habe sogar einige Beobachtungen gemacht, welche sehr für Apposition sprechen, wie z. B. die Erscheinung, dass sehr oft solche Auswüchse vom ursprünglich vorhandenen Stärkekorn durch eine scharfe Linie abgegrenzt sind. Ich werde weiter unten hierauf zurückkommen.

1. Die Form der Stärkekörner.

Ein Querschnitt durch den Stengel von *Pellionia* zeigt innerhalb der Epidermis mehrere Zelllagen von Collenchym; innerhalb des Collenchyms liegt ein von Schleimgängen durchzogenes parenchymatisches Rinden- und Markgewebe; die Gefässbündel liegen einzeln in einem Kreise angeordnet. In der Epidermis und im Collenchym ist niemals Stärke vorhanden, während das Rindengewebe und namentlich das Markgewebe sehr reich an solcher ist. Die Stärkekörner nehmen auf dem Querschnitt in jungen Internodien von aussen nach innen allmählich an Zahl und Grösse zu; die grössten finden sich im Markgewebe; ich werde in einem besonderen Abschnitt noch genauer auf die Vertheilung der Stärkekörner zurückkommen und nun sofort dazu übergehen, deren Form, Schichtung und ihre Beziehungen zum Chloroplasten genauer festzustellen und zu erläutern.

Weitaus der grösste Theil der Stärkekörner von *Pellionia* sind einfache Körner, doch finden sich auch hin und wieder halb zusammen-

gesetzte und zusammengesetzte Körner; namentlich die letzteren sind in mancher Beziehung sehr lehrreich, indem es mir gelungen ist die Art ihrer Entstehung genau festzustellen, und diese ist geeignet auf das Wachsthum der Stärkekörner überhaupt einiges Licht zu werfen. Es hat sich dabei herausgestellt, dass die Annahme von Nägeli, nach der sich der Kern eines einfachen Kornes theilt, für die Stärkekörner von *Pellionia* nicht gilt.

Die einfachen Körner zerfallen nach ihrem Alter wieder in zwei scharf getrennte Kategorien. In der Jugend sind nämlich die Stärkekörner von vollständig regelmässiger Form; ursprünglich kugelförmig, vom grünen Stärkebildner (Chloroplasten) umschlossen, nehmen sie später, wie dies schon von Dodel angegeben wurde, beim Durchbrechen des Chloroplasten eine mehr länglich eiförmige Gestalt an; die Körner werden also excentrisch. Man sieht schon hieraus, dass die Form der Stärkekörner zur Form des Stärkebildners in ganz bestimmter Beziehung steht, es ist nicht die innere Constitution des Stärkekornes, welche seine excentrische Gestalt bedingt, sondern seine Lage im resp. zum Stärkebildner. Das Korn liegt ja schon frühzeitig nahe der Oberfläche des kugeligen Stärkebildners, also nicht in dessen Centrum; dadurch ist aber schon eine einseitige Ernährung durch den Stärkebildner bedingt; das Korn wächst schon jetzt auf der Seite, auf der die Hauptmasse des Chloroplasten sitzt, am stärksten. Das Bestreben excentrische Form anzunehmen wird deshalb immer grösser und wenn dann das Korn die Hülle des Stärkebildners durchbrochen hat, so nimmt diese Excentricität in entsprechendem Masse zu. (Dass der Stärkebildner eine ernährende Wirkuug ausübe wurde zuerst von Schimper ausgesprochen) (1).[1]) Der Stärkebildner sitzt nun dem Korn als kappenförmiges Gebilde auf, und man kann mit Leichtigkeit beobachten, dass von nun an das Korn nur noch an jenem Ende weiter wächst, wo der Stärkebildner haftet; die unmittelbare Folge hievon ist, dass die Körner nun eine cylindrische Gestalt annehmen und in immer höherem Masse excentrisch werden (Taf. I, Fig. 1). Solche Körner, die nun beständig an ihrem hintern Ende weiter wachsen, behalten eine mehr oder weniger regelmässige Gestalt bei; sie finden sich in den jungen Internodien in grosser Anzahl und bilden hier die Hauptmasse der überhaupt vorhandenen Körner. Sie sind als regelmässige Körner zu bezeichnen im Gegensatz zu einer zweiten Kategorie von einfachen Körnern, die eine mehr un-

1) Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die Nummer der citirten Abhandlung im Litteraturverzeichniss am Schluss der Arbeit.

regelmässige Gestalt annehmen und nichts anderes als eine weitere Stufe der regelmässigen Körner darstellen. Die regelmässigen Körner erreichen selten mehr als eine Länge von durchschnittlich 30 μ (1 μ = $^1/_{1000}$ mm); denn sobald sie diese Grösse erreicht haben beginnen sie gewöhnlich unregelmässige Gestalt anzunehmen. Ausnahmsweise finden sich jedoch auch solche cylindrische Körner von einer Länge bis 50 μ und darüber, aber diese sind äusserst selten und nur in älteren Internodien zu finden, da sie eben gewöhnlich schon bevor sie diese Grösse erreichen infolge von Verschiebung des Chloroplasten ihre Gestalt mehr oder weniger verändern. Wie dies vor sich geht, soll in einem besonderen Abschnitt über die unregelmässigen Körner genauer beschrieben werden.

2. Die Schichtung der Stärkekörner.

Was die Schichtung der Stärkekörner anbetrifft, wurde schon von Dodel (auf Seite 276) in seiner Arbeit hervorgehoben, „dass bei langgestreckten Stärkekörnern von *Pellionia* die vielen Schichten im mittleren Theil durchaus kappenartig übereinander liegen und keine einzige dieser Schichten continuirlich über den Stärkekern verläuft. Sie haben durchaus die Gestalt des jeweilen, bei der Bildung und Ablagerung ihrer Substanz vorhanden gewesenen kappen- oder plattenförmigen Stärkebildners.“

Um die Schichtung der Körner deutlich und scharf hervortreten zu lassen, verwendete ich verdünnte Kalilauge. Bei Anwendung von 3—4% Kalilauge quellen jedoch die Stärkekörner schon so stark auf, dass die Schichtung sehr rasch undeutlich wird. Dasselbe geschieht auch noch bei Anwendung von 1—2% Kalilauge, dagegen tritt die Schichtung sehr deutlich hervor bei Zusatz von $^1/_4$—$^1/_2$% Kalilauge. Auch die von Dodel bereits erwähnte Anwendung von Pikrinsäure ist ein ausgezeichnetes Mittel die Schichtung scharf hervortreten zu lassen.

Es lassen sich an jedem Korn (Fig. 1, 2) der Form nach zweierlei Schichten unterscheiden; die einen sind vollständige, die andern sich auskeilende Schichten. Die vollständigen Schichten gehen stets um den Kern herum, sie lassen sich allerdings oft am vordern Ende des Kornes nicht deutlich unterscheiden und sind nie in grosser Zahl vorhanden; diese Schichten bildeten sich offenbar zur Zeit als das Korn noch vollständig vom Stärkebildner umschlossen war. Ich werde weiter unten auf diesen Punkt zurückkommen. An jedem Korn ist, wie dies schon von Nägeli als allgemein giltig erkannt wurde, die innerste

Partie eine weiche, wasserreiche; dann folgt in allen Fällen eine vollständig herumgehende, dichte, wasserarme Schicht, hierauf wieder eine wasserreichere u. s. f. Die letzte ganz herumgehende oder die erste sich auskeilende Schicht ist stets eine sehr dichte, so dass die Grenze (z. Fig. 1) zwischen den vollständigen und unvollständigen Schichten immer scharf hervortritt und leicht erkennbar ist. Es ist nun wichtig hervorzuheben, dass die Differenzirung der innersten Schichten nicht von Anfang an zu erkennen ist; die Stärkekörner erreichen vielmehr eine ziemlich beträchtliche Grösse, bevor auch mit den besten Reagentien nur eine Spur von Schichtung wahrzunehmen ist. Gewöhnlich lassen sich die inneren vollständigen Schichten erst erkennen, wenn der Stärkebildner bereits vollständig kappenförmig geworden ist und vielleicht schon einige sich auskeilende Schichten angelegt sind. Dies ist ein Punkt, der immer noch gegen die Appositionstheorie ins Feld geführt wird; es kann aber dieser Punkt ganz und gar nicht als irgendwie beweisend angenommen werden, denn es ist sehr wohl möglich, dass die Schichten als solche schon von Anfang an angelegt wurden und erst durch spätere Veränderung, wie durch verschieden starke Aufnahme von Wasser in die verschiedenen Schichten deutlich werden.

Sehr wichtig ist nun die Thatsache, dass, wie Dodel auch beobachtet hat und ich mit Sicherheit aufs Neue bestätigen konnte, keine einzige Schicht vorhanden ist, die, mehrere kappenförmige Schichten umschliessend, das Stärkekorn continuirlich umhüllen würde, sondern sämmtliche kappenförmige Schichten keilen sich am Rande aus. Dies ist eine zur Widerlegung der Spaltungstheorie Nägeli's überaus wichtige Thatsache. Nägeli behauptet nämlich im II. und VIII. Capitel seines Werkes (2), die inneren Schichten des Stärkekornes seien die jüngsten zuletzt entstandenen Schichten, während die äussere Schicht, die das Stärkekorn immer continuirlich umgebe, die älteste zuerst vorhanden gewesene Schicht sei. Es sollen nämlich die vorhandenen Schichten durch Einlagerung neuer Substanz gespalten werden, so dass z. B. aus einer dichten Schicht drei Schichten entstehen würden, nämlich zwei dichte umschliessende (die alte gespaltene Schicht) und eine weiche in die Spalte eingelagerte Schicht. Diese Theorie setzt natürlich das Wachsthum durch Intussusception voraus. Nägeli sagt z. B. auf Seite 20—21 wörtlich: „Unvollständige Schichten an der Oberfläche rühren nur von der Spaltung einer oder mehrerer Schichten der Oberfläche her." Es würden auf diese Art also immer vollständige Schichten mit unvollständigen abwechseln; es ist aber bei *Pellionia* von einer

solchen Wechsellagerung von circumcentralen und kappenförmigen Schichten nichts zu sehen, sondern wenn die Bildung kappenförmiger Schichten einmal begonnen hat, wird nie mehr eine ganz herumgehende Schicht gebildet. Es sind also immer die äusseren Schichten auch die jüngsten, die zuletzt gebildeten und die inneren Theile des Stärkekornes sind die ältesten, die zuerst angelegten. Eine Reihe von Beobachtungen an unregelmässigen Körnern, auf die ich weiter unten zu sprechen komme, werden diese Behauptung noch mehr und mit voller Sicherheit bestätigen. Dasselbe wurde auch von Schimper (3) für Stärkekörner von *Phaseolus, Dolichos, Lablab, Vicia Faba* und *Cereus speciosissimus* nachgewiesen und er schliesst daraus: „Das Wachsthum der Stärkekörner geschieht durch Auflagerung von aussen."

Dadurch ist natürlich die von Nägeli aufgestellte Theorie direct widerlegt. Das Wachsthum findet also auf keinen Fall so statt, wie es Nägeli angenommen hat. Es bleibt aber nun immer noch zu entscheiden ob wirklich Schicht für Schicht in ihrer endgiltigen Form vom Stärkebildner abgelagert wird, oder ob die Schichtung eine secundäre Erscheinung ist, die bedingt wird durch verschieden starke Wasseraufnahme oder durch Quellungserscheinungen, hervorgerufen durch Spannungsverhältnisse, wie es von Schimper (3) angenommen wurde. Schimper nimmt an, dass der Kern und die weichen, wasserreichen Schichten im jungen Korn dort entstehen, wo die Dehnung der Substanz infolge der sich geltend machenden Spannungsverhältnisse am grössten ist. Nägeli hat übrigens diese Theorie widerlegt (4).

Die Frage wäre natürlich ihrer Lösung bedeutend näher gebracht, wenn es gelingen würde einmal nachzuweisen, dass die hinterste Schicht des Stärkekornes, also die Schicht, die vom Chloroplasten direct bedeckt wird, eine weiche sei, dies ist aber schon des Randschattens halber sehr schwer zu entscheiden und ferner deshalb, weil eben der hinterste Theil des Kornes vom Chloroplasten bedeckt ist.

Lässt man Jod auf einen Querschnitt des Pellioniastengels einwirken — dasselbe dringt, am Rande des Deckglases zugesetzt, infolge des im Stengel von *Pellionia* reichlich vorhandenen Schleimes nur sehr langsam und allmählich vor —, so kann man die hierbei eintretenden Veränderungen der Stärkekörner Schritt für Schritt genau verfolgen. Zunächst färben sich die weichen Partien des Kornes schwach blau, während die dichten Partien noch vollkommen farblos erscheinen; ja sogar dann, wenn die weichen Schichten schon ziemlich dunkel gefärbt erscheinen, lassen sich die dichten noch deutlich er-

kennen; es dauert einige Zeit, vielleicht eine halbe Minute, so färben sich auch diese, aber zunächst nur schwach röthlich, dann violett; erst nach längerer Zeit erscheint dann das ganze Korn blau-schwarz gefärbt. Man kann also mit Hilfe von Jod (in Jodkalium) zu Beginn seiner Einwirkung die dichte Substanz des Stärkekorns leicht erkennen und infolge der Farbendifferenz auch dann noch, wenn die verschiedenen Schichten am hintern Ende des Kornes auftreten.

In einer Zelle eines Querschnittes fand ich drei Stärkekörner, deren hinterste Schicht eine weiche zu sein schien; auf diesen Schnitt wendete ich nun das eben angegebene Verfahren an und es zeigte sich unzweifelhaft, dass die hinterste Partie dieser Körner eine wasserreiche war. Es wäre hiemit der Nachweis geliefert, dass in der That die Möglichkeit einer Entstehung weicher Schichten am hintern Ende des Stärkekornes vorhanden ist. Ich kann jedoch nicht mit vollständiger Sicherheit für die Richtigkeit der obigen Beobachtung einstehen, denn es wäre möglich, dass eine, allerdings dann sehr dünne, dichte Schicht, noch vom Chloroplasten vollständig bedeckt, auf der weichen Schicht aufgelagert gewesen wäre. Auf alle Fälle ist jedoch so viel sicher, dass, wenn der Chloroplast einmal kappenartige Form angenommen hat, eine Differenzirung in Schichten schon sehr nahe dem hintern Ende des Kornes stattfindet.

Aber wenn sich auch mit Bestimmtheit nachweisen liesse, dass die hinterste Schicht eine wasserreiche sein kann, so darf daraus doch nicht geschlossen werden, dass die wasserreichen Schichten in allen Fällen direct durch Ablagerung als solche gebildet werden. Schon Nägeli hat beobachtet, und es wurde dies von Schimper (3) aufs neue bestätigt, dass alle Stärkekörner anfangs homogen erscheinen, dass erst nachträglich durch Spannungsverhältnisse im Inneren ein wasserreicher Kern, um diesen herum eine dichtere Schicht und dann fast ausnahmslos wieder eine wasserreiche Schicht sich bildet; dasselbe gilt, wie bemerkt, auch für *Pellionia*.

Was die Vertheilung der verschiedenen Schichten bei den Stärkekörnern von *Pellionia* betrifft, ist hervorzuheben, dass die weicheren Schichten in weit grösserer Zahl vorhanden sind als die dichten. Oft zeigt ein Korn nicht mehr als vier bis fünf dichte, stark hervortretende Schichten, zwischen welchen unzählbare oft sehr dünne weiche Schichten eingelagert sind (Fig. 1). Die Schichtung ist an ältern Körnern immer leicht zu sehen, aber auch an jungen kann man bei Anwendung von verdünnter Kalilauge dieselbe Anordnung beobachten. Es ist noch hervorzuheben, dass die Schichten durch dunkel erscheinende Linien

von einander getrennt sind, welche selbst nicht etwa als dünne Schichten aufzufassen sind; es ist ja klar, dass, wo zwei Substanzen von verschiedener Lichtbrechung an einander stossen, eine Linie entstehen wird.

Es ist hiemit alles erwähnt, was über die Schichtung der Stärkekörner von *Pellionia* zu beobachten ist und es hat sich dabei als Resultat ergeben, dass die Theorie von Nägeli, nach welcher die neuen Schichten durch Spaltung schon vorhandener Schichten entstehen, vollständig unrichtig ist. Es muss eben die von Schimper (1) zuerst ausgesprochene Ansicht, dass der Stärkebildner eine ernährende Wirkung ausübe, als die allein giltige Auffassung angenommen werden. Ob die Schichten vom Stärkebildner direct abgelagert werden oder ob die Schichtung erst eine secundäre Erscheinung ist, kann bis jetzt mit Bestimmtheit nicht entschieden werden; Nägeli ist eben vollständig im Recht, wenn er sagt (4): „Es muss doch einer besonnenen Logik klar werden, dass das Aufsitzen eines Plasmakörpers (Stärkebildner) an einer bestimmten Stelle bloss über die Richtung des Wachsthums, nicht aber über die Art und Weise desselben entscheidet“. Bis jetzt kann nur behauptet werden, dass das Wachsthum der Stärkekörner durch Apposition sehr wahrscheinlich ist. Strenge, unantastbare Beweise dafür sind aber nicht vorhanden. Dass die Schichtung nicht durch Fermentwirkung hervorgerufen wird, wie A. Meyer (5) annahm, ist schon von Krabbe (6) aufs entschiedenste dargethan worden, indem letzterer nachwies, dass Diastase nicht in das Stärkekorn eindringen kann.

3. Beziehungen zwischen dem Bau des Chloroplasten und demjenigen der Stärkekörner.

Schimper (1) war der Erste, der darauf aufmerksam machte, dass zwischen der Art des Wachsthums der Stärkekörner und zwischen der Form des Chloroplasten bestimmte Beziehungen bestehen, indem er zeigte, dass centrische Stärkekörner dann zu Stande kommen, wenn dieselben rings vom Stärkebildner umgeben sind, während excentrische Körner nur an einer Seite vom Stärkebildner berührt werden und dort die stärkste Zunahme erhalten.

Solche Beziehungen bestehen in der That und die Stärkekörner von *Pellionia* bieten zur Untersuchung derselben wirklich ein ausgezeichnetes Object. Ein einziger Schnitt zeigt auf den ersten Blick, dass die Form der Stärkekörner bedingt wird durch die Form und die Lage des Stärkebildners. Dodel hat bereits einige wesentliche Punkte

dieser Art hervorgehoben; es bleiben mir jedoch noch einige interessante Erscheinungen zur näheren Besprechung übrig.

Dodel (7) erwähnt, dass der ganze vordere, kugelige Theil des Stärkekornes ohne Zweifel dann entstehe, wenn dasselbe noch vollständig vom runden Chlorophyllkorn umschlossen sei. Ist dies richtig, so müssen sich Chlorophyllkörner mit Stärkeeinschlüssen vorfinden, deren Durchmesser dem Durchmesser des vorderen Theiles eines älteren mit kappenförmigem Stärkebildner versehenen Stärkekornes gleichkommt. Ich stellte zu diesem Zweck eine Anzahl Messungen an grossen Stärkekörnern an und fand dabei einen Durchmesser des vorderen kugeligen Theiles von im Mittel 14,2 μ (aus 10 Messungen, welche auf Tab. I Seite 47 zusammengestellt sind). Finden sich nun Chlorophyllkörner, die einen Durchmesser von 14,2 oder mehr μ aufweisen, so ist mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass der kugelige Theil der Stärkekörner als solcher im rings umschliessenden Chlorophyllkorn angelegt wird. Es ist mir in der That gelungen Chlorophyllkörner von der verlangten Grösse zu finden; von meinen vielen Messungen ergaben die zwei extremsten einen Durchmesser von 14,47 und 14,95 μ. Dabei ist nun besonders zu betonen, dass der Stärkeeinschluss die Hauptmasse der gemessenen Chlorophyllkörner ausmachte, während der Chloroplast selbst den Stärkekern nur als dünnes, grünes Häutchen, das kaum messbare Dicke aufwies, überzog. Es entsteht also ohne Zweifel der kugelige vordere Theil des Stärkekornes dann, wenn das angelegte Stärkekorn ganz vom Chlorophyllkorn eingeschlossen ist.

Wenn dann der Chloroplast vom Stärkekorn an einer Stelle durchbrochen wird, so nimmt das kugelige Korn deutlich excentrische Form an und der Chloroplast sitzt dem eiförmigen Korn als Kappe am hintern Ende auf. Am Anfang wird das Korn noch zu $^2/_3$ seiner Länge vom Chloroplasten umschlossen; dann wird letzterer mehr und mehr kappenförmig, bis er schliesslich nur noch eine dünne Haut am hintern Ende bildet. Je länger nun, bis zu einem gewissen Punkte breiter, das Stärkekorn wird, um so mehr verflacht sich die Chloroplastenkappe, sie wird breiter und dünner, um, wenn die grösste Breite des Kornes überschritten ist, wieder etwas schmäler zu werden.

Wie Dodel hervorgehoben hat, wächst dann das Stärkekorn dort am intensivsten, wo die Kappe des Stärkebildners am mächtigsten ist. Dodel sagt im Anschluss hieran auf S. 272: „Es ist indessen hervorzuheben, dass diese mächtigste Partie des Chloroplasten sich oft weit hinaus gegen den blassgrünen Rand der Kappe erstreckt, so

dass letztere oft nur wie eine flach gewölbte breite Platte mit schmalem dünnen Saum erscheint. Dieser Saum selbst ist oft gefranst und läuft so zart in den farblosen Theil der nächsten Umgebung aus, dass man kaum mehr eine scharfe Grenze erkennen kann."

Es ist daraus deutlich zu ersehen, dass der Stärkebildner aus zwei Theilen besteht, aus einem grün gefärbten centralen Theil, der die eigentliche Kappe bildet, und aus einem farblosen Saum, dessen letzte auslaufende Grenze schwer wahrzunehmen ist. Die Frage ist nun die, wie kommt eine solche Differenzirung des Stärkebildners zu Stande aus dem anfangs gleichmässig grünen Chlorophyllkorn. Bei Zusatz von conc. Schwefelsäure werden der Kern, ein Theil des Protoplasmas und die Stärkekörner vollständig aufgelöst. Die Stärkebildner bleiben dann allein zurück und man kann dann ihren Bau und ihre Form in diesem Zustand sehr genau erkennen. Es ist jedoch nöthig vor Zusatz von Schwefelsäure die Objecte mit etwas Rohrzuckerlösung zu behandeln, weil dadurch die Stärkebildner gegen Schwefelsäure viel resistenter werden. Auf welchem Umstand diese Erscheinung beruht, kann ich nicht angeben. Auch die grüne Farbe des Stärkebildners bleibt bei Anwendung von Schwefelsäure bis nach einer Stunde vollkommen erhalten, erst später beginnt sie zu verschwinden um dann in ein schmutziges Braun überzugehen. Es ist dies für die Beobachtung sehr vortheilhaft, da man dadurch die Grenze zwischen dem farblosen und dem grünen Theil gut erkennen kann.

Betrachten wir nun zunächst die Stärkebildner von etwas ältern Stärkekörnern, so können wir an denselben, wie schon hervorgehoben, deutlich unterscheiden zwischen einem grünen centralen und einem farblosen Theil (Fig. 3—8). Der gesammte Stärkebildner hat vollständig dieselbe Krümmung wie die letzte Schicht des Stärkekornes, der grüne Theil sitzt als Kappe am hintern Ende, während der farblose Saum nach vorwärts umgebogen ist entsprechend dem nach vorn umliegenden Rande der Schichten. Der Stärkebildner schliesst sich also eng an das Stärkekorn an und dadurch ist es mit Rücksicht auf die Thatsache, dass der farblose Saum des Stärkebildners und das Stärkekorn gleiche Lichtbrechung zeigen, erklärlich, dass man den farblosen Theil des Chloroplasten, wenn derselbe nicht vom zugehörigen Stärkekorn isolirt wird, nicht wahrnehmen kann. Die ernährende Thätigkeit des Stärkebildners wird entsprechend seiner Form an den Seiten des Stärkekornes bedeutend weiter nach vorn gehen und dadurch ist auch die Umbiegung der Schichten am Rande verständlich (Fig. 1, 2). Wir sehen also deutlich, dass zwischen der

Form der Schichten und derjenigen des Stärkebildners ein fester Zusammenhang besteht. Die erstere ist von der letzteren in gewisser Weise direct abhängig. Dies zeigt sich aber in noch weit höherem Masse bei der Untersuchung von Stärkebildnern jüngerer Körner, die noch nichts von kappenförmigen Schichten zeigen, wie sie sich am Rande des Querschnittes und in sehr jungen Internodien finden. Lässt man Schwefelsäure auf solche Körner einwirken, so sieht man, dass der farblose Saum des Stärkebildners eine vollständig geschlossene Hülle bildet (Fig. 3), welche also das Stärkekorn auf allen Seiten umschliesst. Bei der Beobachtung dieser Thatsache drängt sich sozusagen die Ueberzeugung auf, dass dies mit der Bildung der vollständig herumgehenden Schichten zusammenhängt. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass, so lange dass Häutchen geschlossen ist, die neu entstehenden Schichten ganz herumgehen, und damit stimmen auch die Messungen von solchen geschlossenen Stärkebildnern mit demjenigen Theile der Stärkekörner überein, der aus den vollständigen Schichten besteht. Sobald dann das Häutchen, das, nebenbei bemerkt, mit Gentianaviolett leicht gefärbt werden kann, am vorderen Ende aufreisst, tritt das Korn an jener Stelle heraus und es werden von diesem Moment an nur noch kappenförmige Schichten gebildet. Direct kann dies deshalb nicht nachgewiesen werden, weil, wie schon hervorgehoben wurde, die Schichtung oft erst deutlich wird, wenn schon einige kappenförmige Schichten vorhanden sind; es bleibt dies also nur eine Annahme, deren Wahrscheinlichkeit aber sehr gross ist. Fassen wir nun die oben beschriebenen Beobachtungen zusammen, so kommen wir zu dem Resultate, dass jedem Theil des Stärkekornes eine besondere Bildungsphase entspricht, d. h. ein besonderes Entwickelungsstadium des Stärkekornes und des Chloroplasten; beide stehen in Bezug auf Form und Entwickelung in innigem Zusammenhang und wenn wir die Appositionstheorie für richtig halten dürften — Beweise fehlen noch immer —, so gäbe es kaum ein schöneres Beispiel als die Stärkekörner von *Pellionia,* um dieselbe verstehen zu lernen.

Wir haben also vorläufig drei Hauptentwickelungsstadien des Stärkekornes zu unterscheiden; ich sage vorläufig, weil ich im folgenden Abschnitt noch eine weitere Stufe zu beschreiben haben werde, welche allerdings nicht allen, doch der Mehrzahl der Körner zukommt. Die drei Stadien sind, kurz zusammengefasst, folgende:

1. Das Stärkekorn bildet sich im kugeligen, allseitig geschlossenen Chlorophyllkorn selbst als kugelförmiges kleines Korn, welches dem vorderen kugeligen Theile des erwachsenen Stärkekornes

entspricht. Während dieses kugelige Korn wächst, wird der Chloroplast mehr und mehr gedehnt, bis er nur noch ein dünnes, grünes Häutchen auf der Oberfläche des Stärkekornes bildet.

2. Man kann dann wahrnehmen, wie sich das Grün des Stärkebildners mehr und mehr auf einen Pol zusammenzieht, während der übrige Theil des Stärkebildners farblos wird; dabei beginnt das Korn eiförmige Gestalt anzunehmen, es wird excentrisch, indem es dort, wo der grüne Theil des Stärkebildners liegt, mehr zunimmt als am vorderen Theile. In diesem Stadium besteht also der Stärkebildner aus zwei Theilen, einem chlorophyllhaltigen und einem farblosen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass nun die ganz herumlaufenden Schichten gebildet werden.
3. Der farblose Theil des Stärkebildners reisst am vorderen Ende auf; das Stärkekorn tritt dort mehr und mehr frei heraus und der Stärkebildner haftet kappenförmig am hintern Ende des Kornes. Es entstehen von diesem Moment an keine ganz herumlaufenden, sondern nur noch kappenförmige, sich am Rande gegen vornhin auskeilende Schichten. Das Korn wächst nun nur noch in die Länge, es nimmt aber cylindrische Form an.

Die Stärkekörner haben im ausgewachsenen Zustande gewöhnlich an ihrem hintern Ende einen etwas kleinern Durchmesser als in der Mitte; sie erreichen eben kurz nachdem das Häutchen zerrissen ist einmal eine grösste Breite, um nachher wieder etwas an Breite abzunehmen und gleichmässig fortzuwachsen. Es könnte nun die Frage gestellt werden, ob überhaupt einmal der Chloroplast denselben Durchmesser erreichen könne wie die breiteste Stelle des Stärkekorns. Nach dem oben Gesagten kann hierüber kein Zweifel mehr bestehen; um jedoch diese Frage ganz sicher entscheiden zu können, habe ich eine Anzahl Messungen von Körnern und Chloroplasten angestellt und da sich aus diesen Messungen auch noch einige andere Gesichtspunkte in Bezug auf das Wachsthum der Stärkekörner ergeben haben, so will ich nicht unterlassen, die Zahlen hier anzuführen. Zunächst folgen hier die Messungen in Form von Tabellen; es wurden je 10 Messungen ausgeführt und zwar von möglichst extremen Fällen, um ganz überzeugende Resultate zu erhalten.

Tabelle I.
Ausgewachsene Körner.

	Länge d. Kornes sammt dem Chloroplasten	Chloroplast allein	Querdurchm. d. Kornes beim Centrum (Kern)	Grösste Breite des Kornes	Breite am hintern Ende (Chloroplast)
1.	33,76	4,82	16,88	19,29	14,47
2.	24,12	4,82	12,06	14,47	9,64
3.	33,7	2,41	16,8	19,29	12,06
4.	28,94	3	14,5	19,29	12,06
5.	28,94	2,5	14,5	20	14,5
6.	38,5	4,8	14,5	19,3	12,06
7.	28,94	4,82	14,4	16,8	14,5
8.	26,5	2,5	14,5	17,5	14,5
9.	28,94	4,5	12,06	16,88	12,06
10.	28,94	4,8	12,06	16,88	14,47
Mittel	30,12	3,89	14,22	17,97	13,03

Tabelle II.
Stärkekörner aus jungen Internodien, von etwa 16 μ Länge.

	Länge d. Kornes sammt dem Chloroplasten	Chloroplast allein	Durchmesser d. Kornes beim Centrum (Kern)	Grösste Breite des Kornes	Breite am hintern Ende (Chloroplast)
1.	14,47	7,23	7,23	9,64	9,64
2.	14,47	3	7,23	12,06	12,06
3.	19,29	4,82	—	10,6	9,64
4.	21,7	4.82	—	11,48	11.48
5.	17,88	2,41	—	12,06	12,06
6.	14.47	3,60	10,36	13,02	13,02
7.	14,5	4,82	9,64	15,85	15,85
8.	20,5	5,30	7,23	12,06	9,64
9.	14,47	2,41	—	9,64	9,64
10.	17,36	2,89	7,23	12,06	12.06
Mittel	16,83	4,13	8,15	11,85	11,5

Tabelle III.
Stärkekörner von 15 bis 20 μ Länge, aus älteren Internodien.

	Länge d. Kornes sammt dem Chloroplasten	Chloroplast allein	Durchmesser d. Kornes beim Centrum (Kern)	Grösste Breite des Kornes	Breite am hintern Ende (Chloroplast)
1.	26,53	4,82	12,06	16,88	16,88
2.	19,29	3,61	9,64	13,26	13,26
3.	14,47	2,89	12,05	12,06	12,06
4.	16,88	4,82	9,64	14,47	14,47
5.	—	—	—	—	16,88
6.	16,88	3	—	13,98	16,39
7.	21,70	2,41	14,47	19,53	19,29
8.	19,29	4,82	7,23	14,47	14,47
9.	21,70	1,21	14,47	21,70	21,70
10.	21,70	2,41	13,26	18,08	18,08
Mittel	19,82	3,33	11,61	16,05	16,35

In Tabelle I finden sich Messungen von ausgewachsenen Stärkekörnern mit einer Länge von durchschnittlich 30,12 μ. Es hat sich herausgestellt, dass sie ihre grösste Breite etwa in der Mitte erreichen, in einem Abstand vom vorderen Ende von 15—20 μ. Eine einfache Ueberlegung zeigt, dass demnach an Körnern mit einer Länge von 15—20 μ Chloroplasten vorhanden sein müssen, die so gross sind, wie sie der grössten Breite ausgewachsener Stärkekörner entsprechen. In Tabelle II finden sich zehn Messungen von Körnern von durchschnittlich 16 μ Länge aus jungen Internodien. Es zeigte sich jedoch, dass diese Körner noch etwas zu jung waren, die meisten waren noch vom Stärkebildner umschlossen, also erst im zweiten Entwickelungsstadium. Tabelle III gibt die Grössenverhältnisse von Körnern von 15—20 μ Länge aus dem Rindengewebe älterer Internodien.

Aus Tabelle I geht hervor, dass die Körner von im Mittel 30 μ Länge durchschnittlich eine Breite von 18 μ erreichen. Die nächste Bedingung ist also Chloroplasten mit einer Breite von 18 μ an noch nicht ausgewachsenen Stärkekörnern zu finden und zwar dürfen dann die zugehörigen Körner selbst nirgends breiter sein als 18 μ. Solche Körner konnte ich thatsächlich finden, es sind die beiden Körner 9 und 10 in Tab. III. Auch 7, III ist ein Korn mit sehr breitem Chloroplasten, aber das Korn selbst ist an einer Stelle noch etwas breiter, kann deshalb nicht als beweisend angenommen werden. Die beiden Körner 9 und 10, III genügen jedoch vollkommen um zu zeigen, dass der Stärkebildner in einem gewissen Momente auch die grösste Breite des Stärkekornes erreicht und zwar eben im Momente der Bildung der breitesten Zone selbst. Letzteres geht deutlich hervor aus der weitgehenden Uebereinstimmung der Zahlen in Rubrik 4 und 5. Es könnte der Einwurf gemacht werden, es seien die zwei Körner 9 und 10 nur zwei zufällig vorhanden gewesene extreme Formen; aber es ist anderseits klar, dass die Stärkekörner lange Zeit im Stadium sein können, wo sie die grösste Breite überschritten haben, ebenso können sie sich in allen möglichen Jugendstadien befinden; aber die Wahrscheinlichkeit, dass sie sich gerade im Momente der Bildung der breitesten Lamellen befinden, ist eben nur gering und deshalb wird auch die Zahl solcher Körner eine sehr kleine sein. Es ergibt sich also die überaus wichtige Thatsache, dass der Stärkebildner die Breite der breitesten Lamellen wirklich erreicht und zwar geschieht dies, wie ein Vergleich von Rubrik 1, 4 und 5 der Tabelle III lehrt, wenn das Korn eine durchschnittliche Länge von 20 μ besitzt.

Vergleicht man Rubrik 3 der Tab. I mit Rubrik 3 der Tab. III,

so ist leicht zu constatiren, dass schon die meisten Körner mit einer Länge von 20 μ (Tab. III) einen vorderen Querdurchmesser haben, der im Mittel demjenigen ausgewachsener Körner entspricht (Tab. I, 14, 22 μ). Vergleicht man jedoch dieselben Rubriken von Tab. II und III, so ergibt sich sofort die Thatsache, dass die Körner von durchschnittlich 16 μ Länge (Tab. II) noch einen bedeutend kleineren Querdurchmesser am vorderen Ende haben als ausgewachsene Körner, nämlich im Durchschnitt 8, 15 μ. Diese Körner sind aber noch ringsum vom Stärkebildner umschlossen, wachsen also auch noch in die Dicke, indem von dem sie umschliessenden Stärkebildner eben noch ringsherum Substanz abgegeben wird. Wenn dann das farblose Häutchen einmal durchbrochen ist, so ist auch das Wachsthum in die Dicke beendigt, das Stärkekorn bleibt von diesem Moment an immer gleich dick; es wächst dann nur noch in die Länge.

Noch eine andere Thatsache lässt sich constatiren beim Vergleich von Rubrik 2 und 5 in Tab. II und III. Es ergibt sich alsdann eine Correlation zwischen Breite (Rubr. 5) und Dicke (Rubr. 2) des Chloroplasten, indem letzterer am dünnsten ist, wenn er seine grösste Breite erreicht hat. Es scheint also, dass bis zu diesem Moment eine weitgehende Veränderung des Volumens des Chloroplaston nicht stattfindet.

Zur Bestätigung des hier Gesagten entnehme ich der Tabelle III folgende Angaben:

	Rubr. 2: Dicke des Chloropl.	Rubr. 5: Breite des Chloropl.
Korn 9	1,21	21,70
„ 7	2,41	19,29
„ 10	2,41	18,08
„ 6	3	16,39
„ 1	4,82	16,88
„ 4	4,82	14,47

Diese Zahlen sind so angeordnet, dass die Dicke des Chloroplasten, von oben nach unten gelesen, zunimmt, während die Breite abnimmt. Allzuviel Werth ist jedoch auf diese Zusammenstellung nicht zu legen, denn man kann aus der Tabelle ohne Mühe auch eine Reihe aufstellen, die in entgegengesetztem Sinne zu sprechen scheint; aber viele andere Messungen, die ich hier nicht wiedergebe, bestätigen die Richtigkeit der oben aufgestellten Behauptung.

Es ergeben sich also aus diesen Messungen drei Gesichtspunkte die folgendermassen zusammengefasst werden können:

1. Der Chloroplast erreicht auf alle Fälle einmal die grösste Breite des Stärkekornes.

2. Das Stärkekorn wächst nur so lange in die Dicke, so lange das farblose Häutchen des Stärkebildners ringsum geschlossen ist.

3. Je mehr der Chloroplast an Breite zunimmt, um so mehr nimmt er an Dicke ab.

4. Unregelmässige Stärkekörner.

Alles, was ich bisher über die Stärkekörner von *Pellionia* angegeben habe, bezieht sich auf die einfach gestalteten, vollkommen regelmässigen Körner, wie sie in den jungen und mittleren Internodien des Stengels vorkommen. In ältern Internodien finden sich jedoch in Menge Körner von allen möglichen Gestalten, wie dies Dodel schon hervorgehoben hat. Es wurde auch von Dodel schon die Hauptsache über die Form und die Entstehungsweise dieser eigenthümlichen Stärkekörner gesagt, so dass mir nur noch einige Punkte zu erwähnen übrig bleiben.

Es sind wesentlich drei Factoren, welche die unregelmässige Gestaltung der Stärkekörner in älteren Internodien bedingen; nämlich Verschiebung des Stärkebildners, Theilung des Stärkebildners und Entstehung neuer Stärkekörner am Stärkebildner.

1. Verschiebung des Stärkebildners. Es besteht nach den vielen Beobachtungon von Dodel und mir kein Zweifel darüber, dass zwischen der Form und der Lage des Chloroplasten einerseits und dem Bau und Verlauf der Schichten des Stärkekornes anderseits innige Beziehungen bestehen, indem der Chloroplast immer dort das Stärkekorn vergrössert, wo er demselben gerade anliegt. Dort, wo der Chloroplast das Stärkekorn berührt, bilden sich Erhebungen, wie dies Schimper (1, Taf. 13 Fig. 13) auch an den Stärkekörnern von *Dieffenbachia Seguina* beobachtet hat.

Man kann oft beobachten, dass der Chloraplast am Stärkekorn seine Lage verändert (Fig. 9a) und es steht dabei fest, dass die Form des Stärkekornes und dessen Wachsthum auf die Art der Wanderung des Chloroplasten gar keinen Einfluss hat, dass also die Wanderung des Chloroplasten am Stärkekorn vom Wachsthum des letzteren ganz unabhängig ist. Dafür sprechen folgende Gründe:

a) Man kann beobachten, dass der Chloroplast bei vollkommen gleichgestalteten Körnern ganz verschieden weit wandert; dies zeigt z. B. ein Vergleich von Fig. 9 und Fig. 10. Bei beiden Körnern sind die ursprünglichen Körner mit der Achse *a* vollkommen gleichgestaltet; beim einen Korn (Fig. 10) ist aber der Chloroplast nur um ein kleines Stück seitwärts gewandert

und hat dort eine neue Wachsthumszunahme, ein neues Schichtensystem mit der Achse *b* hervorgerufen, der Winkel, den *b* mit *a* bildet, beträgt hier etwa 30°. Beim anderen Korn dagegen (Fig. 9) ist der Chloroplast so weit seitwärts gerückt, dass die Achsen *a* und *b* des alten und des neuen Schichtsystems einen Winkel von nahezu 90° mit einander bilden. Es ist aber klar, dass bei gleichartig gestalteten Körnern, wenn die Wandung des Chloroplasten vom Wachsthum des Stärkekornes abhängig wäre, auch der Winkel der Achsen der beiden Schichtsysteme derselbe sein müsste.

b) Wenn die letzten neugebildeten Schichten mit den Schichten des ursprünglichen Kornes im Zusammenhang stehen würden, wäre vielleicht an irgend eine solche Beziehung zu denken; aber dies ist absolut nicht der Fall, denn die neugebildeten Schichten sind von den ursprünglichen gewöhnlich scharf getrennt, indem die erste neue Schicht (Fig. 9, 10, 11) als eine stark lichtbrechende deutlich hervortritt.

c) Der dritte Grund ist der, dass der Chloroplast in der neu eingenommenen Lage ganz verschieden lang verharrt; es entstehen so Körner mit ausserordentlich langen (Fig. 12) und andere mit ganz kurzen Buckeln (Fig. 11, 13).

Gerade durch diese Unabhängigkeit der Lage des Stärkebildners vom Wachsthum des Stärkekornes ist die grosse Unregelmässigkeit der Stärkekörner bedingt. Würde die Wanderung des Chloroplasten vom Stärkekorn selbst geregelt, so würde ja ein Korn wie das andere aussehen müssen; dies ist aber, wie man sich leicht an einem einzigen Stengelquerschnitt überzeugen kann, nicht der Fall.

Wenn es nun nicht die Art des Wachsthums sein kann, die das Wandern des Chloroplasten bedingt, so müssen andere Ursachen dafür vorhanden sein, und es ist nun die nächste Aufgabe diese Ursache zu ermitteln. Zunächst wäre es denkbar, dass das Licht irgend einen Einfluss auf die Lage der Chloroplasten ausüben würde. Um diese Frage zu entscheiden stellte ich folgenden Versuch an. Einige Stengel von *Pellionia* band ich an einem Stab in senkrechter Lage fest (die Pflanze ist sonst nieder liegend), stellte dann die Pflanze unter einen Cartoncylinder, der das Licht nur durch eine senkrechte Spalte eindringen liess, und setzte so die Pflanze während eines Tages dem einseitigen Lichteinfluss aus. Am Abend desselben Tages untersuchte ich dann die Pflanze an Querschnitten und es stellte sich dabei heraus, dass das Licht auf die Lage des Chloroplasten nicht den min-

desten Einfluss hatte. An den einen Stärkekörnern lagen die Chloroplasten rechts, an andern links u. s. f.; kurz, es zeigte sich ganz dieselbe Unregelmässigkeit in der Lage der Chloroplasten, wie bei einer allseitig vom Lichte getroffenen Pflanze.

Die einzige mögliche Erklärung für das Wandern des Chloroplasten ist die, welche Dodel (7) gegeben hat und die darauf beruht, dass die wachsenden Stärkekörner sich gegenseitig stossen und drängen, wobei ein Verschieben der Chloroplasten stattfinden soll. Dabei ist es nun aber sehr wahrscheinlich, dass nicht die Chloroplasten, sondern die Stärkekörner verschoben werden, denn die Chloroplasten stehen mit dem Cytoplasma in fester Verbindung und werden deshalb ihre Lage weniger leicht verändern als die Stärkekörner; dies macht dann natürlich den Eindruck, wie wenn die Chloroplasten auf dem Stärkekorn wandern würden.

Wenn der Stärkebildner am Korn einmal seine Stelle verlassen hat, so beginnt er an seiner neu eingenommenen Stelle ein neues Schichtensystem zu bilden. Dabei verändert sich aber das ursprüngliche Korn in seiner Gestalt gar nicht und man kann immer noch deutlich die Form desselben erkennen (Fig. 12).

2. Theilung des Stärkebildners. Die wesentlichen Erscheinungen, die sich auf die Theilung des Chloroplasten beziehen, sind schon von Dodel beschrieben worden; ich habe nur noch beizufügen, dass die Theilung zu jeder beliebigen Zeit stattfinden kann und dass hierdurch wieder viele verschiedene Formen von Stärkekörnern bedingt werden. Geschieht die Theilung sehr frühzeitig nach der von Dodel (7, pag. 273) beschriebenen Weise „dadurch, dass ein im Centrum eines kugeligen Chloroplasten entstehendes Stärkekorn bei allseitig gleichartigem Wachsthum schliesslich die ganze Masse des kugeligen Stärkebildners durch einen ringförmigen Riss in zwei fast gleich grosse oder ganz gleich grosse Kappen zersprengt“ (vergl. Fig. 14), so entsteht ein Korn, wie ich es in Fig. 15 abgebildet habe.

An ein und demselben Korn kann sowohl Theilung als auch eine nachträgliche Verschiebung des Chloroplasten stattfinden. So ist z. B. in Fig. 16 ein Stärkekorn gezeichnet mit zwei Chloroplasten, von denen jeder am Stärkekorn einen Auswuchs erzeugt hat; der eine Chloroplast hat hierauf seine Lage verlassen. Es ist klar, dass hierdurch eine weitgehende Mannigfaltigkeit der Form der Stärkekörner bedingt wird. Ein sehr lehrreiches Korn ist in Fig. 17 dargestellt. Das Stärkekorn besteht aus zwei, durch eine Furche deutlich geschiedenen Theilen. Sämmtliche Schichten zeigen an dieser Furche eine nach vorn ge-

richtete Einkerbung. Diese ist bei den hintersten Schichten am stärksten, wird nach vorn immer schwächer und der kugelige Theil des Stärkekornes zeigt davon keine Spur. Ein Blick auf den Stärkebildner zeigt sofort, dass dieser ganz entsprechende Gestalt hat, es sind gleichsam zwei Bildungscentren vorhanden, die durch eine dünne Zone miteinander in Verbindung stehen. Der Chloroplast war offenbar anfangs von ganz normaler Gestalt. Durch irgend welche Ursache hat er dann begonnen sich in der Mitte einzuschnüren, diese Einschnürung nahm immer mehr zu und dem entsprechend haben auch die Schichten in der Mitte eine Einkerbung erhalten. Dieses Beispiel zeigt unmittelbar, dass die Form der Schichten von der Form des Chloroplasten direct abhängig ist. Es kann aber auch dieses Beispiel natürlich nicht für einen directen Beweis der Appositionstheorie angesehen werden; aber es hilft doch die Wahrscheinlichkeit, dass jene möglicherweise doch die richtige sei, in hohem Masse erweitern.

Dodel hebt hervor, dass die Stärkebildner unverkennbar mit Wachsthum begabt seien, „dass sie fortwährend an Masse zunehmen, so lange das Stärkekorn wächst“. Es kann dies in der That nicht bestritten werden; zugleich muss aber hervorgehoben werden, dass ihre Dicke beständig abnimmt, bis sie nur noch eine ganz dünne, wie wir später sehen werden, aus einer einzigen Schicht von Grana bestehende Lamelle bilden. Diese Abnahme der Dicke steht auch vollständig im Einklang mit der schon oben hervorgehobenen Correlation zwischen Breite und Dicke des Chloroplasten an regelmässigen Körnern.

3. Entstehung neuer Stärkekörner am Stärkebildner. Ein weiterer Factor, der wesentlich dazu beiträgt die Form der Stärkekörner zu verändern, ist das Auftreten neuer, kleiner Stärkekörner am Chloroplasten, welche bereits einem grossen Korne angehören. Es entstehen dadurch unregelmässig zusammengesetzte Körner, die ich eigentlich im folgenden Abschnitte zu behandeln hätte; aber es sollen dort nur die normal, d. h. regelmässig, von Anfang an zusammengesetzten Stärkekörnern besprochen werden. Solche accessorische Stärkekörner können in jedem Entwicklungsstadium auftreten; so ist z. B. in Fig. 18 ein noch sehr junges Korn, das diese Erscheinung bereits zeigt, dargestellt. Fig. 19, 20, 21 sind bereits ausgewachsene Körner, welche mit accessorischen Körnern versehen sind; sogar an corrodirten Körnern (Fig. 22) kann man sie hie und da beobachten. Die Zahl dieser neu gebildeten Körner ist oft eine sehr grosse und verleiht dann dem Korn ein fremdartiges Aussehen. Diese accessorischen kleinen Körner unterscheiden sich von den Auswüchsen, welche durch Ver-

schiebung des Chloroplasten entstanden sind, dadurch, dass sie ein eigenes Centrum, einen Kern besitzen. Sie entstehen eben ganz auf die gleiche Weise, wie das ursprüngliche Korn; wie dieses sind sie bis zu einer gewissen Grösse vom Stärkebildner umschlossen und durchbrechen denselben später. Ihr Centrum ist natürlich demjenigen des ursprünglichen Kornes abgewendet, das hintere Ende also dem ursprünglichen Korne zugekehrt. Es ist noch zu bemerken, dass ein grosser Theil der warzenförmigen Auswüchse des Kornes, das Dodel in seiner Fig. 120 abbildet, auf solche Neubildung von Stärkekörnern zurückzuführen ist, nämlich alle diejenigen, welche mit einem Kern versehen sind. Die Annahme von Dodel, dass jede der so vorhandenen Zuwachspartien einst von einem Chloroplasten bedeckt gewesen sein müsse, ist also nicht vollständig richtig; es ist vielmehr anzunehmen, dass sich eben der Chloroplast zwischen dem ursprünglichen und dem neuen Korne zurückgezogen hat, um seine Thätigkeit an einer andern Stelle wieder aufzunehmen.

Nägeli (2) sagt, dass Theilkörner zwischen schon vorhandenen Schichten entstehen, indem eine derselben sich an einer Stelle verdickt und einen neuen Kern ausscheidet. Ueber die Ursache dieser Erscheinung gibt er jedoch keine befriedigende Erklärung und ich begreife in der That nicht, wie eine solche Ausscheidung neuer Centren mit der Intussusception im Einklange stehen kann. Nägeli sagt weiter: „Bei der excentrisch geschichteten Stärke wachsen sie (die Theilkörner) auf der nach innen gekehrten Seite stärker.“ Leider konnte ich keine den obigen Angaben entsprechende Stärkekörner beobachten; ihre Entstehung ist aber viel einfacher erklärbar, wenn man annimmt, dass der Chloroplast, der auf der dem ursprünglichen Korn entgegengesetzten Seite ein neues Stärkekorn erzeugt hat, zwischen beiden Körnern hinausgedrängt wird und dann beiden Stärkekörnern gemeinschaftliche Schichten erzeugt. Zu dieser Annahme berechtigt mich die Beobachtung der Entstehung der halb zusammengesetzten Stärkekörner, die ich im nächsten Abschnitt besprechen werde. Auf diese Weise ist es dann ebenso leicht erklärlich, dass der grössere Radius des secundären Kornes in Bezug auf das primäre Korn nach innen gerichtet ist.

5. Zusammengesetzte und halb zusammengesetzte Stärkekörner.

Neben den einfachen Körnern finden sich im Stengel von *Pellionia* häufig zusammengesetzte und halb zusammengesetzte Körner. Die

zusammengesetzten Körner bestehen gewöhnlich nur aus zwei oder drei, seltener aus vier, fünf oder mehr Körnern. Die Theilkörner sind immer so angeordnet, dass ihr Kern nach aussen zu liegen kommt, während sie mit ihren hinteren fort wachsenden Theilen sich berühren (Fig. 23, 24). Die Entstehung dieser zusammengesetzten Körner ist eine sehr einfache und wurde schon von Dodel beschrieben. Es entstehen einfach zwei oder mehr Stärkekörner gleichzeitig im Chloroplasten; sie durchbrechen dann den Stärkebildner, welcher zuletzt nur noch als dünne, grün gefärbte Platte zwischen ihnen erhalten bleibt. Bei Anwendung von Rohrzuckerlösung und Schwefelsäure gelingt es leicht diese Platte zu isoliren. Es versteht sich von selbst, dass die Stärkekörner mit dem hinteren, grösseren Theile an einander stossen, denn sie werden ja von jener Seite aus ernährt; dass dies aber kein Beweis ist für die Intussusceptionstheorie, wie es Nägeli (2, pag. 214) annahm, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Nägeli sagt wörtlich: „Einzelne Doppelkörner können, während die äusseren Radien der beiden Theilkörner nicht merklich zunehmen, die Halbmesser der an einander stossenden Seiten bis auf das 10- und 12fache vergrössern und das Volumen der Masse, welche zwischen dem Schichtencentrum und der das andere Theilkorn berührenden Fläche befindlich ist, kann 11mal mehr wachsen, als das Volumen des ganzen übrigen Theilkornes.“ Dies ist alles vollkommen richtig; aber es ist kein Beweis mehr für die Intussusceptionstheorie, wenn, wie dies für *Pellionia* geschehen ist, zwischen den beiden Theilkörnern ein Stärkebildner nachgewiesen werden kann.

Sobald der Stärkebildner seine Stelle verlässt, wachsen die Theilkörner nicht mehr weiter und in vielen Fällen wird nicht einmal die Spalte geschlossen, die vorher vom Stärkebildner ausgefüllt war.

Die halb zusammengesetzten Stärkekörner von *Pellionia* bilden eines der lehrreichsten Objecte zum Studium des Wachsthums der Stärkekörner überhaupt; sie sind wie die einfachen Körner von länglich cylindrischer oder keulenförmiger Gestalt und unterscheiden sich von jenen nur dadurch, dass sie an ihrem vorderen Ende statt einem, zwei nebeneinander liegende Kerne besitzen (Fig. 27, 28). Die gemeinsamen Schichten umgeben die beiden Theilkörner niemals vollständig, sondern nur auf der einen Seite kappenförmig, alle folgenden Schichten sind diesen kappenförmigen Schichten, wie bei den einfachen Körnern aufgelagert, und am hintersten Ende befindet sich, wie bei diesen, der Chloroplast. Es ist mir nun gelungen, aus verschiedenen Entwickelungsstadien die Entstehung dieser halb zusammengesetzten

Körner genau festzustellen und ich bin dabei zu dem Resultate gelangt, dass dieselben aus gewöhnlich zusammengesetzten Körnern hervorgehen.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, besitzen die zusammengesetzten Stärkekörner eine Stärkebildnerlamelle zwischen den Theilkörnern. Diese Lamelle zieht sich oft besonders nach einer Seite hin, zwischen den Körnern hinaus (Fig. 25a, 26), so dass sich dort die Theilkörner dem entsprechend stärker entwickeln. In Fig. 26 ist der Stärkebildner bereits soweit zwischen den Theilkörnern hinausgerückt, dass er nur noch zum kleinsten Theile von denselhen gemeinschaftlich berührt wird. Wird dann allmählich der Chloroplast vollständig hinausgedrängt, so entstehen Körner, wie sie in Fig. 27, 28 dargestellt sind; es ist dann oft noch zwischen den beiden kugeligen Kernen eine Spalte wahrzunehmen (Fig. 27, 28), welche früher vom Stärkebildner ausgefüllt war.

Auch die Schichtung lässt unzweifelhaft auf eine solche Entstehungsweise der halb zusammengesetzten Körner schliessen, indem die Schichten des hinteren Theiles des Stärkekornes in ihrer Mitte immer eine schwache Einbuchtung zeigen (Fig. 28) entsprechend der Vereinigungsstelle (*a* Fig. 25) der ursprünglich vorhandenen Theilkörner. Ueberhaupt zeigen die Schichten immer genau die Form des Chloroplasten, sie sind demselben vollständig parallel und keilen sich wie dieser am Rande scharf aus. Wächst ein solches Korn mit zwei Kernen noch weiter, so wird die Einbuchtung immer geringer und verschwindet schliesslich vollständig. Auch an solchen halb zusammengesetzten Körnern kann natürlich der Fall eintreten, dass der Chloroplast auf der entgegengesetzten Seite secundäre Stärkekörner bildet (Fig. 20). Die Combinationen der verschiedenen Factoren, welche die Unregelmässigkeit der Stärkekörner hervorrufen, sind deshalb sehr zahlreich und bedingen so eine überaus mannigfaltige Gestaltung der letzteren.

Nach N ä g e l i entstehen sowohl die zusammengesetzten, wie auch die halb zusammengesetzten Stärkekörner durch Theilung des schon vorhandenen Kernes, zwischen den beiden neuen Kernen bleibt dann eine Spalte zurück, welche bei zusammengesetzten Körnern alle Schichten durchsetzt, während sie bei halb zusammengesetzten Körnern nicht sämmtliche Schichten bis zur Peripherie durchsetzt.

Diese ganze Entwickelung der Theilkerne durch Spaltung des ursprünglichen Kernes schliesst N ä g e l i (2, Cap. VIII) aus der Beobachtung von verschiedenen Stadien; diese werden aber aus den verschiedensten Pflanzen ganz beliebig als Belegstücke zusammengelesen: so z. B. ein Stadium aus der Kartoffelknolle, wo eben zwei Kerne sichtbar sind ohne trennende Spalte; die folgenden Stadien werden aus

dem Rhizom von *Canna* genommen, die folgenden aus dem Mark von *Cereus variabilis* u. s. f. Dass eine solche Zusammenstellung keine Beweiskraft hat für die Richtigkeit der daraus gezogenen Schlüsse, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Auf alle Fälle dürfen wir verlangen, dass die verschiedenen Stadien an den Stärkekörnern ein und derselben Pflanze beobachtet werden. Nägeli sagt auf pag. 262 Folgendes über die Entstehung der zusammengesetzten Körner: „Die Theilung geschieht in doppelter Art. Entweder treten statt des einen Kernes zwei neue auf, und dazwischen wird eine Spalte sichtbar, welche das Korn in zwei gleiche Hälften trennt. Oder zwischen die äusseren Schichten lagert sich ein neuer Kern ein, welcher sammt der ihn bedeckenden Substanz als kleines Theilkorn abgeschnitten wird. Häufig nimmt man bei beiden Processen bloss die Spaltenbildung wahr.“ Hieran anschliessend auf pag. 272: „Das Abschneiden von kleinen Theilkörnern ist eine sehr häufige Erscheinung bei den Stärkearten mit excentrischem Kern. In der Regel geschieht es bloss am hinteren Ende.“ Auch bei solchen Körnern befindet sich das Minimum der Einlagerung auf der äusseren Seite.

Beide Erscheinungen, sowohl die Entstehung der regelrecht zusammengesetzten Körner als auch die Entstehung von Theilkörnern am Rande der Stärkekörner, habe ich nun für *Pellionia* genau erklärt; es ist immer der Stärkebildner, der hier das Auftreten von Theilkörnern bedingt, indem er einfach entweder gleichzeitig in seinem Innern zwei oder mehr Stärkekörner entstehen lässt (zusammengesetzte Stärkekörner), oder indem er später, wenn er schon ein grosses Korn gebildet hat, auf der entgegengesetzten Seite neue, kleine Stärkekörner entstehen lässt. Dass dann das Maximum des Wachsthums der Theilkörner dem Stärkebildner zugekehrt ist, d. h. das Minimum nach aussen liegt, ist nach allem bisher Mitgetheilten selbstverständlich.

Für *Pellionia Daveauana* haben also die von Nägeli aufgestellten Thesen über die Entstehung zusammengesetzter und halb zusammengesetzter Stärkekörner keine Geltung. Ob sie für andere Pflanzen Geltung haben, muss weiteren Untersuchungen überlassen bleiben. Bei Philodendron z. B. entstehen zusammengesetzte Körner durch Zusammentreten vieler Stärkebildner. Die Ansicht von Fritzsche (8), dass die halb zusammengesetzten Körner aus ursprünglich getrennten Körnern, die dann zusammentreten und von gemeinschaftlichen Schichten umhüllt werden, hervorgehen, ist also nicht ganz unbegründet.

H. Crüger (9) nahm an, dass bei *Batatus edulis* zusammengesetzte Stärkekörner dadurch entstehen, dass sich zwei Körner der Zelle

mehr und mehr einander nähern, bis sie sich schliesslich berühren und an der Berührungsstelle abflachen. Zwischen den Körnern sei oft noch die Uebergangsschicht wahrzunehmen. Wahrscheinlich ist aber diese sog. Uebergangsschicht identisch mit dem Stärkebildner und die Körner sind entweder zu zweien in diesem entstanden oder zwei Stärkebildner sind zusammengetreten. Crüger hat nämlich zwischen dem Protoplasma und dem Stärkekorn eine Schicht gefunden, die sich mit Jod nicht blau und nicht so rasch braun färbte wie das anliegende Protoplasma und das Chlorophyll.

Schimper (3) erklärt die Entstehung der halb zusammengesetzten Körner bei *Canna gigantea* durch Verwachsung ursprünglich freier Körner. Ueber die zusammengesetzten Körner sagt derselbe Autor Folgendes: „Wo zwei Stärkekörner (an demselben Stärkebildner) einander gegenüber liegen, werden natürlich ihre hinteren Enden einander zugekehrt sein. Der Bildungsherd nimmt, wenn die Stärkekörner eine gewisse Grösse übertroffen haben, allmählich ab, stellt nach einiger Zeit nur noch eine dünne Schicht zwischen denselben dar und verschwindet schliesslich vollständig.“ Auch Strasburger (10, pag. 158) hat beobachtet, dass in den Macrosporen von *Marsilia diffusa* zusammengesetzte und halb zusammengesetzte Stärkekörner durch Vereinigung ursprünglich getrennter Körner entstehen.

6. Auflösungserscheinungen der Stärkekörner.

Krabbe (6) hat die Auflösungserscheinungen der Stärkekörner eingehend untersucht und beschrieben und kam dabei zu den wichtigen Ergebnissen, dass die Stärkekörner immer von aussen nach innen aufgelöst werden und dass die Struktur der Körner auf die Art der Corrosion absolut keine Einwirkung hat. Die Auflösung geschieht auf wesentlich zweierlei Weise, entweder durch Bildung von Porenkanälen, die von aussen nach innen in die Stärkekörner eindringen und sich im Innern verzweigen oder durch eine allmähliche Abschmelzung des Kornes an der Oberfläche. Krabbe hebt hervor, dass ein solches Abschmelzen an der Oberfläche bei excentrisch gebauten Körnern fast regelmässig vorkomme und dies ist auch an den Körnern von *Pellionia* der Fall. Dies wurde nun auch schon von Dodel erwähnt und sehr richtig mit dem Abschmelzen von Eiszapfen bei eintretendem Thauwetter verglichen. Auflösungsstadien finden sich in älteren Internodien in grosserMenge und man kann dieselben mitLeichtigkeit genauer studiren.

Dodel bemerkt, dass der Auflösungsprocess an der ganzen Oberfläche beginne und dann gleichmässig weiter schreite mit entsprechen-

den Niveauveränderungen der Oberfläche. Der erste Theil dieses Satzes ist richtig. Aus meinen Beobachtungen hat sich jedoch unzweifelhaft ergeben, dass die Auflösung an gewissen Stellen bedeutend grösser ist als an anderen, dass dieselbe also mehr oder weniger localisirt ist. Der zweite Theil des obigen Satzes muss also etwas abgeändert werden. Die Abschmelzung schreitet vorwärts; aber so, dass ihre Wirkung an gewissen Stellen bedeutend stärker sein kann als an anderen. Ich habe nämlich Stärkekörner beobachtet, die am vordern Ende bereits bedeutend abgeschmolzen waren, während der hintere Theil noch fast vollständig erhalten war (Fig. 29, 22); anderseits fand ich aber wieder Körner, deren hinterer Theil schon stark angegriffen war, während der vordere Theil noch vorhanden war (Fig. 30, 31). Die ersteren Körner waren deshalb nach vorn zugespitzt, die letzteren nach hinten. Dass der Chloroplast hierbei nicht die mindeste Rolle spielt, wurde schon von Dodel hervorgehoben. In ein und demselben Internodium finden sich gewöhnlich entweder nur Abschmelzungsformen der ersten oder nur solche der zweiten Art; nie fand ich dieselben neben einander in ein und demselben Querschnitte.

Eine nähere Betrachtung dieser, sich scheinbar widersprechenden Thatsachen zeigt uns aufs Schlagendste, dass die Strukturverhältnisse des Stärkekorns im grossen Ganzen auf die Art der Corrosion ohne Einfluss sind; wie oben schon bemerkt, führten auch die Untersuchungen von Krabbe zu demselben Schlusse. Wäre die Corrosion von der Struktur der Körner abhängig, so müsste ja die Abschmelzung an allen Körnern in entsprechender Weise geschehen, dies ist aber hier bei weitem nicht der Fall. Es müssen also ohne Zweifel äussere Factoren sein, welche die Corrosion an der einen oder anderen Stelle beschleunigen und verstärken. Wahrscheinlich ist die Vertheilung des Fermentes eben eine local beschränkte.

Obschon nun die Struktur des Kornes auf die Art der Corrosion ohne Einfluss ist, hat sie dennoch ganz entschieden Beziehungen zur Intensität der Corrosion an bestimmten Stellen des Kornes. Schon Nägeli (2, pag. 111) kam bei der Untersuchung der Auflösung der Kartoffelstärke zu dem Resultat, dass die Abschmelzung an den Polen bedeutend geringer sei als an den Seiten des Kornes, dass sie dort ihr Minimum erreiche. Ganz dieselbe Erscheinung trifft auch bei *Pellionia* zu. Dies zeigt sich schon darin, dass bei den meisten Körnern, auch bei denjenigen, die nach vorn spitz zulaufen, der Kern sehr lange erhalten bleibt, während das hintere Ende noch den Stärkebildner trägt. Oft sind dann an solchen Körnern die Seitenflächen

schon so stark corrodirt, dass erstere nur noch als dünne Spindelchen oder Stäbchen erscheinen. Die Messung einiger solcher Körner (Fig. 32, 33, 34) ergab, dass sie noch beinahe so lang sind wie ausgewachsene Körner, dass also die Corrosion an den Polen fast verschwindend klein ist gegenüber der Corrosion an den Seitenflächen. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass die Corrosion in tangentialer Richtung zu den Schichten eine weniger intensive ist als an den Schichtköpfen, welche ja am Rande des Kornes frei enden; denn, wie schon von Dodel erwähnt wurde, beginnt die Corrosion an der ganzen Oberfläche gleichzeitig. Diese Angabe wird auch noch durch folgende Beobachtung bestätigt; es fanden sich hin und wieder Körner, bei welchen die vom Centrum ausgehenden Risse, die am intakten Korn die Oberfläche bei weitem nicht erreichen, verhältnissmässig weit hinaushingen und an einzelnen Körnern sogar die Oberfläche erreichten (Fig. 35, 36). Dies kann aber nicht anders geschehen sein als durch Abschmelzen des Kornes am vorderen Ende, bis sich das Niveau der Oberfläche soweit verminderte, dass die Risse nach aussen mündeten. Man sieht dann nicht selten, dass die Risse kanalartig erweitert werden und an beliebigen Stellen Seitenkanäle bilden; alles natürlich infolge der Einwirkung des Fermentes (Fig. 37). Diese Kanäle communiciren häufig mit einander und oft geschieht es, dass auf diese Art der Kern des Kornes vollständig aufgelöst wird (Fig. 38). Immer aber bleiben diese Corrosionserscheinungen durch communicirende Kanäle auf den vorderen Theil des betreffenden Kornes beschränkt. Ganz ähnliche Auflösungserscheinungen wurden auch von Baranetzky (11) und Krabbe (6) beschrieben. Auch Nägeli (2, pag. 123) machte ähnliche Beobachtungen an den Stärkekörnern der Kartoffel.

Wie schon Nägeli beobachtete, befinden sich am Rande der Stärkekörner an jenen Stellen, wo die weicheren Schichten enden, häufig Einkerbungen; es werden also die weichen Schichten rascher corrodirt, als die wasserarmen. Diese Einkerbungen an den Enden der weichen Schichten sind auch bei den Körnern von *Pellionia* leicht zu sehen; es hat also die Struktur des Kornes auf die Intensität der Corrosion insoweit Einfluss, als die dichten Schichten der Auflösung länger widerstehen als die weichen.

Dies kann soweit gehen, dass, was übrigens von Nägeli ebenfalls schon beobachtet wurde, ein Korn an einer Stelle parallel den Schichten entzwei fallen kann, indem eine weiche Schicht sehr rasch aufgelöst wird. Diese Erscheinung kommt bei *Pellionia* nicht eben selten vor.

Wie schon oben angegeben, ist die Abschmelzung an den Polen sehr gering, der Kern bleibt also verhältnissmässig lang erhalten. Diejenigen Körner, deren Abschmelzung am hinteren Theil grösser ist, werden zunächst spindelförmig und werden zuletzt zu sehr dünnen Nadeln, die am einen Ende noch im Stärkebildner, der wieder kugelige Gestalt annimmt, stecken. Die Körner, die anfangs am vorderen Ende stärker abschmelzen, nehmen von Anfang an eiszapfenförmige Gestalt an; auch sie werden schliesslich nadelförmig, und von einem gewissen Moment an ist es nicht mehr möglich, dieselben von denjenigen zu unterscheiden, welche am hinteren Theile stärker corrodirt waren.

Ob das Protoplasma zur Corrosion in irgend welcher Beziehung steht, konnte ich nicht feststellen. Die Stärkekörner sind fast ringsum von einer Plasmahaut umgeben und ragen nur an ihrem vorderen Ende in die Zellsaftvacuolen hinaus. Die die Stärkekörner umgebende Plasmahaut wurde schon von Dodel (7) beobachtet und in seinen Fig. 73, 75, 76, 81, 83, 85, 87 genau abgebildet. Diese Plasmahaut ist auch noch an ausgewachsenen Körnern bei Anwendung von Tinctionen mit Methylviolett, Gentianaviolett oder Fuchsin zu sehen.

Corrodirte Stärkekörner finden sich nur in den ältesten Theilen des Stengels; aber merkwürdigerweise sind nur gewisse Zonen des Stengels von ihnen erfüllt, während dazwischen Zonen von vollkommen intakten Körnern vorhanden sind, sogar in ein und demselben Internodium. Den Grund dieser Erscheinung konnte ich in den meisten Fällen nicht herausfinden; jedoch finden sich sehr oft Zonen von corrodirten Körnern in der Nähe derjenigen Stellen, wo Adventivwurzeln aus dem niederliegenden Stengel heraustreten, so dass es sehr wahrscheinlich erscheint, dass das Bildungsmaterial der Adventivwurzeln von derjenigen Stärke geliefert wird, die der Austrittstelle am nächsten liegt. In diesen Zonen des Stengels finden sich massenhaft Drusen von oxalsaurem Kalk, welche in anderen Stengeltheilen nicht oder nur sehr sparsam vorhanden sind. Die Bildung dieser Drusen steht mit der Auflösung der Stärke ohne Zweifel in Zusammenhang. Die Krystalle sind namentlich in der Nähe der seitlich in die Adventivwurzeln abgehenden Gefässe massenhaft und zwar in denjenigen Parenchymzellen, wo die Stärke schon vollständig verschwunden oder nur noch in sehr geringer Menge vorhanden ist.

7. Untersuchung einzelner Stengel in Bezug auf Vertheilung und Entwickelung der Stärkekörner.

Die Untersuchung einzelner Stengel von den jüngsten Internodien an bis zu den ältesten ist in mancher Beziehung lehrreich, indem man

alle Entwickelungsstadien der Stärkekörner bis zur Abschmelzung von der Spitze des Stengels an nach rückwärts leicht verfolgen kann. Man kann an einem einzigen Stengel beinahe alle Erscheinungen, die ich bisher erwähnte, studiren. Es ergaben sich deshalb aus diesen Untersuchungen für die vorliegende Arbeit keine wesentlich neuen Gesichtspunkte mehr, hingegen bestätigen sie in mehrfacher Beziehung die bereits beschriebenen Beobachtungen. Ich untersuchte im Ganzen etwa fünf Stengel, ein Internodium nach dem andern, fand aber im Wesentlichen immer dieselben Verhältnisse, so dass ich mich hier darauf beschränken kann, die Beschreibung eines einzigen Sprosses wiederzugeben.

Da die Verhältnisse des Vegetationskegels im zweiten Theil besonders behandelt werden, beginne ich hier gleich mit der Beschreibung der Verhältnisse in einem entwickelten, aber noch sehr jungen Internodium.

Erstes, sehr junges Internodium. Die Stärkekörner sind alle noch verhältnissmässig klein, eines der grössten war 14 μ lang. Dennoch sind aber sehr viele Körner vorhanden und alle sind noch im Innern, wenigstens des farblosen Theiles, des Stärkebildners eingeschlossen. Wie schon früher hervorgehoben, nehmen die Stärkekörner auf dem Querschnitt von aussen nach innen an Grösse zu. Dies ist schon auf dem Querschnitt dieses sehr jungen Stengelgliedes zu beobachten und lässt sich dann durch alle Internodien hindurch verfolgen.

Wie früher schon erwähnt wurde, zeigt der Stengel von *Pellionia* folgenden Bau: Gleich innerhalb der Epidermis findet sich ein geschlossener Collenchymring von durchschnittlich vier bis fünf Zelllagen gebildet; innerhalb dieses Collenchymrings folgt ein gleichmässiges parenchymatisches Gewebe, das durch die Gefässbündelzone in eine Rinden- und eine Markzone zerlegt wird. In den Chloroplasten des Collenchyms ist nun von Stärke noch keine Spur vorhanden, in den zwei äussersten Schichten des Rindenparenchyms treten nur stellenweise punktförmige Stärkekörnchen im Inneren der Chloroplasten auf. Erst in der dritten und vierten Parenchymschicht sind die Stärkekörner zahlreich zum grossen Theil noch vom Chlorophyllkorn umschlossen. Weiter nach innen nehmen die Körner an Zahl und Grösse zu, hingegen finden sich noch fast alle im zweiten Entwickelungsstadium, d. h. sie sind noch vom farblosen Theil des Stärkebildners umschlossen. Schichtung ist noch nicht wahrzunehmen, ausgenommen bei den grössten vorhandenen Körnern, wo die Differenzirung in Kern und Schichten durch eine stark lichtbrechende Schicht angedeutet wird.

Diese Schicht lag nahe dem Rande des betreffenden Kornes, sie ging vollständig herum, und beweist dadurch, dass das Korn noch vollständig centrischen Bau besass. Bei Einwirkung von conc. Schwefelsäure, nachdem vorher etwas Rohrzuckerlösung zugesetzt wurde, wurden die Stärkekörner gelöst und es blieben eine Menge wohlerhaltener, noch vollständig geschlossener Chloroplasten zurück. Viele waren durch das rasche Aufquellen der Stärkekörner allerdings zerrissen; einige geschlossene, unverletzt gebliebene wurden gemessen und es ergab sich, dass sie die Grösse der grössten vorher vorhandenen Körner, nämlich 16 μ erreichten.

Zweites Internodium. Die Verhältnisse sind im Ganzen noch die gleichen wie im ersten Stengelgliede, nur kommen schon grössere Stärkekörner vor, z. B. mit einer Länge von 28 μ. Auch hier tritt die erste Stärke in der dritten und vierten Rindenschicht auf und zwar im ersten und zweiten Entwickelungsstadium. Im Innern finden sich schon viele Körner im dritten Stadium. Es kann dies immer leicht festgestellt werden mit Hilfe von Rohrzuckerlösung und conc. Schwefelsäure. Bis zur Gefässbündelzone finden sich noch fast alle Körner im zweiten, während sie im Mark schon ins dritte Stadium übergegangen sind. Die Thatsache, dass sich die Stärkekörner im Markgewebe schon im dritten Entwickelungszustande befinden, kann auch aus der Art der Schichtung, die allerdings noch sehr schwer zu sehen ist, geschlossen werden. Bei Anwendung von Kalilauge kann man wahrnehmen, dass die meisten Körner im Innern des Stengels bereits einige kappenförmige Schichten besitzen.

Drittes Internodium. Eines der grössten Stärkekörner war 31 μ lang und 19,4 μ breit; dies entspricht also nach Tab. I einem bereits ausgewachsenen Korn. Schon in der vierten Parenchymschicht finden sich 21 μ lange Körner. Die Körner haben also in diesen Stengeltheilen sehr rasch an Grösse zugenommen. Auch hier finden sich in den Chloroplasten des Collenchyms keine Stärkekörner; in der zweiten Parenchymschicht sind wenige Körner im ersten Stadium; in der dritten Parenchymschicht im zweiten und auch schon im dritten Entwickelungsstadium. Die grössten Körner finden sich im Markgewebe. Die Schichtung ist von der vierten Parenchymschicht an bei Anwendung von Kalilauge leicht zu sehen; alle Körner besitzen schon, der Form des Chloroplasten entsprechend, kappenförmige, sich auskeilende Schichten.

Viertes Internodium. Bereits alle Stärkekörner sind schon ausgewachsen, eines der grössten war 36 μ lang und 19 μ breit. Schon

in der fünften Parenchymschicht finden sich Körner von den angegebenen Dimensionen. In der vierten erreichen viele eine Länge von 21 μ. Die ersten auftretenden Stärkekörner finden sich in der dritten Parenchymschicht, hier noch im Stadium 1 und 2; innerhalb der vierten Parenchymschicht findet sich nur noch Stadium 3. Die Schichtung ist auch hier von der vierten Parenchymschicht an schon deutlich und entspricht vollständig der Form des Stärkebildners.

Es würde sich nun nicht lohnen alle folgenden Internodien auf diese Art zu beschreiben; es genügt zu sagen, dass sie sich bis zum zehnten in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten wie das vierte Internodium.

Die Stärkekörner nehmen an Grösse allerdings von Internodium zu Internodium zu, aber bei weitem nicht so rasch, wie in den jungen Stengeltheilen. Die Schichtung wird immer schärfer und kann von einem gewissen Moment an ohne Anwendung von Kalilauge leicht wahrgenommen werden. Im Collenchym wird nirgends Stärke gebildet, ebenso finden sich in den zwei äussersten Parenchymschichten nie Stärkekörner oder nur in Form kleiner Kügelchen im ersten Entwickelungsstadium. Erst von der dritten Parenchymschicht an tritt die Stärke auf, und zwar ist in der dritten und vierten Schicht bis zu den ältesten Internodien Stadium 1 und 2 nicht selten, während weiter nach innen ausgewachsene Körner, die grössten im Markgewebe, vorkommen. Diese Verhältnisse sind in allen Stengeln gleich. Die Chloroplasten befanden sich bis hieher immer am hinteren Ende der Körner. Von einem bestimmten Internodium an, das bei verschiedenen Stengeln der Rangzahl nach ein sehr verschiedenes sein kann, ändert sich dann das Bild allmählich; die regelmässigen Formen verschwinden mehr und mehr, um den unregelmässigen Platz zu machen. Bei einem Stengel begann diese Veränderung schon im s e c h s t e n I n t e r n o d i u m: Im oberen Theil des Internodiums sind die Verhältnisse noch vollkommen regelmässig, im mittleren Theil sieht man schon mehrere Chloroplasten auf die Seite der Stärkekörner wandern, und im hinteren Theil des Internodiums finden sich schon seitliche Auswüchse an den Körnern. Viele Chloroplasten haben auch schon secundäre Körner auf der entgegengesetzten Seite gebildet. Wie schon früher hervorgehoben wurde, kommen diese Veränderungen durch Hemmung des regelmässigen Wachsthums infolge von Raummangel zu Stande. Die Schichtung ist nun an allen Körnern sehr deutlich und ohne irgend welche Mittel leicht zu sehen. In vielen Körnern ist im Kern eine Spalte aufgetreten, die in der Richtung des kleinen

Durchmessers verläuft. Im Kern selbst ist oft eine Höhlung wahrzunehmen und nicht selten auch eine Spalte in der Richtung des grossen Durchmessers. Es ist noch zu bemerken, dass von hier an die Blätter des Stengels abgefallen sind.

Siebentes Internodium. Die unregelmässigen mit unregelmässig zusammengesetzten Körner überwiegen die regelmässigen weit an Zahl. Die Chloroplasten nehmen alle möglichen Lagen ein und haben sich durch Theilung vermehrt, so dass manche Körner zwei und drei Chloroplasten und dem entsprechend ebensoviele Unregelmässigkeiten zeigen. Die Schichtung ist sehr deutlich und die Spalten im Kerne werden zahlreicher.

Je nach dem betreffenden Stengel findet sich diese Ausbildung der Stärkekörner durch mehr oder weniger zahlreiche Internodien hindurch. In den ältesten Theilen des Stengels finden sich dann die schon beschriebenen Abschmelzungsstadien. An einem alten Internodium war die Corosion bereits so stark eingetreten, dass fast gar keine Stärke mehr vorhanden war, und diejenige, welche sich noch vorfand, bestand aus kleinen Resten stark abgeschmolzener Körner. Dabei ist es von einigem Interesse zu sehen, dass dieselben fast ausschliesslich im Marke des Stengels vorkamen, während die äusseren Partien des Rindenparenchyms nur leere wieder zu Kugeln abgerundete Chloroplasten enthielten. Es macht dies den Eindruck, als wäre die Corrosion in den äusseren Stengeltheilen grösser als in den inneren Partien; wir haben aber gesehen, dass im Mark immer die grössten Stärkekörner vorhanden sind; es kann folglich in dieser Beziehung kein sicherer Schluss gezogen werden.

Werfen wir nun noch einen kurzen Rückblick auf die Entwickelung der Stärkekörner, so sehen wir, dass dieselben zwei Stadien durchlaufen; im ersten Stadium sind die Körner von vollkommen regelmässiger Gestalt, im zweiten Stadium verändern sie allmählich ihre regelmässige Form durch das Wandern und Theilen des Chloroplasten. Wie bemerkt fand im dritten und vierten Internodium des untersuchten Stengels ein sehr rasches Wachsthum der Körner statt. Diese beiden Internodien standen aber auch in Bezug auf den ganzen Stengel in der Zone des grössten Wachsthums, so dass man demnach sagen kann: Das grösste Wachsthum der Stärkekörner findet in der Zone des grössten Wachsthums des Stengels statt.

8. Die Chloroplasten und ihre feinere Struktur.

Ein Querschnitt durch den Stengel von *Pellionia* zeigt, dass die Chromatophoren nicht in allen Stengeltheilen gleich ausgebildet sind.

In der Epidermis finden sich Leucoplasten, im Collenchym kleine hellgrüne Chlorophyllkörper und weiter nach innen grössere dunkelgrüne Chlorophyllkörner. Man kann leicht den Uebergang von den Leucoplasten der Epidermis zu den Chloroplasten des Parenchyms verfolgen. Die Leucoplasten der Epidermis sind sehr klein (0,5 bis 1,2 μ), können aber leicht gesehen werden, wenn man die Zellen nach vorheriger Fixirung in Pikrinsäure-Alkohol, mit Gentianaviolett tingirt (Fig. 39). In den jungen Internodien umlagern sie den Zellkern in grosser Zahl und auch in den ältern Zellen erkennt man an ihnen leicht die Tendenz sich um den Zellkern zu gruppiren, obschon auch viele im Protoplasma zerstreut liegen. Stärke fand ich in ihnen nie. In concentrirter Schwefelsäure quellen die Leucoplasten etwas auf und werden dann rasch und vollständig gelöst. In dieser Beziehung verhalten sie sich also ganz anders als die Chloroplasten. Diese sind gegenüber Schwefelsäure sehr resistent und lösen sich erst nach zwei bis drei Stunden auf, nachdem sie vorher ihre grüne Farbe eingebüsst haben.

Auch die Chloroplasten der äusseren Zelllagen des Collenchyms sind häufig noch um den Zellkern herum gelagert, sie sind, wie bemerkt, von blassgrüner Farbe und zeigen etwas längliche Gestalt. In den inneren Schichten nehmen sie an Grösse zu, bilden aber ebenfalls keine Stärke. Erst die eigentlichen Chloroplasten des Parenchymgewebes entwickeln Stärkekörner. Es zeigt sich also im Stengel von *Pellionia* von innen nach aussen die Tendenz der Umwandlung der Chloroplasten in Leucoplasten in prägnanter Weise. Schimper (12) glaubt, dass dies infolge der intensiven Einwirkung des Lichtes an der Oberfläche geschehe. Es erscheint mir wahrscheinlicher, dass hier das von Haberlandt (13, pag. 8) hervorgehobene Prinzip der Arbeitstheilung eine Rolle spielt. Das Collenchym hat eben seine assimilatorische Thätigkeit gegen die vorwiegend mechanische Function vertauscht; es wird also keine Stärke mehr in den Chromatophoren des Collenchyms erzeugt. Es wird deshalb auch der Chlorophyllfarbstoff, der ja zur Stärkebildung durch Assimilation nöthig ist, in geringerer Menge eingelagert werden. Dasselbe gilt für die Epidermis, nur ist hier nicht die mechanische, sondern die Function des Schutzes an die Stelle der assimilatorischen Thätigkeit getreten.

Dafür spricht auch die Thatsache, dass die Chromatophoren in den schuppenförmigen Nebenblättern als Leucoplasten oder schwach grüne Chloroplasten ausgebildet sind. Auch hier sind die Chloroplasten functionslos geworden; die Nebenblätter dienen eben hier als Schutzorgane der jungen, zarten Theile des Vegetationskegels. Stras-

burger (14, pag. 89) hat dieselbe Ansicht ausgesprochen über das Erblassen der Chlorophyllkörner in der Epidermis von *Tradescantia virginica*.

Die Formveränderungen, welche die stärkebildenden Chloroplasten im Verlaufe der Entwickelung eingehen wurden bereits beschrieben; es bleibt mir nun noch übrig einige Angaben über ihre feinere Struktur zu machen. Zunächst ist zu erwähnen, dass sich sehr oft in ihrem Innern, wie schon Dodel (7) angegeben, ein stark lichtbrechendes Körperchen befindet. Bei genauerer Untersuchung erwiesen sich diese Körperchen, die in einem Stärkebildner oft zu zweien, in einzelnen Fällen sogar zu dreien auftreten, als Eiweisskrystalle. Um die Eiweissnatur der Krystalloide nachzuweisen verwendete ich das Millon'sche Reagens. Die Stärke wurde in 24 Stunden dadurch vollständig gelöst; es blieben nur noch die Chloroplasten zurück. Die Einschlüsse derselben waren nun sehr deutlich und es blieb mir gar kein Zweifel darüber, dass dieselben Krystalle sind, indem deutliche Kanten und Ecken hervortraten. Ein ausnahmsweise grosses Körperchen mass 4,8 μ. In der Regel sind dieselben jedoch nicht grösser als 2 bis 3 μ. (Fig. 40, 41). Rothfärbung trat allerdings durch das Millon'sche Reagens nur sehr schwach auf.

Am besten färbten sich die Krystalle noch mit Eosin, nachdem das Material zuvor in Sublimat-Alkohol fixirt wurde. Auch die Schichtung der Stärkekörner wird bei dieser Tinction sehr deutlich, indem sich die wasserreichen Schichten bedeutend stärker färben als die dichten.

Die Krystalloide sind von flach tafelförmiger Gestalt und wenn die Ansicht von Schimper (17) richtig ist, nach welcher die Abweichungen von der gewöhnlichen Krystallform in der störenden Wirkung anderer Kräfte, ähnlich wie bei manchen krystallinischen Missbildungen, ihre Erklärung findet, so ist diese tafelförmige Gestalt leicht zu erklären, denn die Krystalloide liegen in hautförmigen Chloroplasten und können folglich ohne den Chloroplasten zu durchdringen nur in die Breite, also in die Richtung des Chloroplasten selbst, nicht aber in die Dicke wachsen.

Die Krystalloide sind nicht in allen Chloroplasten vorhanden; sie sind auch nicht an ein bestimmtes Entwickelungsstadium der Stärkekörner gebunden; sie finden sich sowohl an Chloroplasten ganz junger, als auch an solchen ausgewachsener und corrodirter Stärkekörner. Ueber ihre Bedeutung kann ich kein Urtheil abgeben.

Die Struktur der Chlorophyllkörner wurde zuletzt von Bredow (15) genau untersucht und er kam, indem er sämmtliche bis jetzt be-

schriebenen Fälle nachuntersuchte, zu dem Resultat, dass die von Pringsheim und Tschirch aufgestellte Theorie, dass das Chlorophyllkorn aus einem schwammigen Balkengerüste, in dessen Zwischenräume der grüne Farbstoff eingelagert sei, bestehe. Bredow bestätigt jedoch seine Behauptung nicht durch eine einzige Zeichnung.

Die Chloroplasten von *Pellionia* bieten nun zum Studium der feineren Struktur ein sehr geeignetes Object, da man schon bei mittlerer Vergrösserung leicht erkennen kann, dass in eine Grundmasse der Farbstoff in Form von Kügelchen eingelagert ist. Namentlich sind solche Chloroplasten, die hautförmig auf alten Stärkekörnern auflagern zur Untersuchung sehr geeignet. Bredow spricht zwar gerade solchen Chloroplasten die Beweiskraft ab, jedoch ohne einen triftigen Grund dafür anzugeben.

Nach meinen Beobachtungen muss ich mich nun ganz der von A. Meyer (16) aufgestellten und von Schimper (12) bestätigten Ansicht anschliessen, dass der Chloroplast aus einer, wahrscheinlich farblosen Grundmasse, dem Stroma bestehe, in welche der Chlorophyllfarbstoff in Form von runden „Grana“ eingebettet ist. An solchen Stärkekörnern, wo der Chloroplast hautförmig aufgelagert ist, bilden die Grana eine einzige Schicht und man kann sogar ihre Anzahl bestimmen (Fig. 42) schon bei 540facher Vergrösserung. Sehr schön und deutlich tritt diese Struktur hervor bei Einwirkung von conc. Schwefelsäure, nachdem vorher etwas Rohrzuckerlösung zugesetzt wurde.

Um der Sache jedoch vollständig gewiss zu sein, verwendete ich das von Bredow angewendete Verfahren der Tinction mit Hämatoxylin, nachdem vorher der Chlorophyllfarbstoff mit Alkohol ausgezogen wurde. Die Stellen, wo der Farbstoff war, bleiben dann als dunkle Hohlräume zurück. Ich konnte jedoch von einer Balkenstruktur, selbst bei Anwendung von ap. homog. Immersion (Zeiss) in Verbindung mit dem Compensationsocular, welche Zusammenstellung ausgezeichnete Bilder liefert, keine Spur wahrnehmen; ich sah in der That nur eine homogene Grundmasse mit rundlichen Hohlräumen (Fig. 43).

Was nun die Frage anbetrifft, ob das Stroma farblos sei oder schwach grün gefärbt, glaube ich entschieden annehmen zu können, dass dasselbe vollkommen farblos ist. Das farblose Häutchen, in welches der Chloroplast ausläuft, ist ja weiter nichts als eine Erweiterung des Stroma und man kann nun deutlich sehen, dass die Grünfärbung genau dort aufhört, wo die äussersten Grana liegen. Wäre auch das Stroma gefärbt, so würde ja diese Färbung allmählich vom

Centrum des Chloroplasten nach aussen hin abnehmen. Dass das Stroma zwischen den Grana dennoch grün erscheint, ist also nur eine optische Erscheinung, die hervorgerufen wird durch die nahe aneinander liegenden intensiv grünen Grana.

Rückblick.

Strasburger (10, pag. 147 ff.) nimmt die Appositionstheorie als vollständig feststehend an. Nach ihm sind die dunkeln Linien bloss Adhäsionsflächen zwischen den Lamellencomplexen, sie kommen durch längere Unterbrechung der Stärkebildung zu Stande. So sagt er z. B. auf pag. 148: „Die schärfer markirten Trennungsflächen deuten, so nehme ich an, längere Pausen in der Schichtenbildung an.“ Einzelne Lamellen zeichnen sich durch grössere Dichtigkeit und stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus; dies mag, sagt Strasburger, durch den länger andauernden Einfluss der Umgebung bei Unterbrechung des Wachsthum veranlasst worden sein. Strasburger bestreitet dann, gestützt auf die oben gemachten Angaben, dass die Ursache der Schichtung die regelmässige Abwechslung wasserreicher und wasserarmer Schichten sein könne.

Nun hat aber Correns (18 pag. 333 ff.) durch eine besondere Methode mit vollständiger Sicherheit nachgewiesen, dass die Schichtung der Stärkekörner auf Wassergehaltdifferenzen beruht. Correns liess Kartoffelstärkekörner vollständig eintrocknen; brachte dieselben dann in 2⁰/₀ Silbernitratlösung und setzte dann, nach kurzer Einwirkung von NaCl (0,75⁰/₀) die Körner längere Zeit dem Licht aus. Es zeigte sich nun, dass gewisse Schichten dunkelschwarz gefärbt waren, andere rauchgrau u. s. f. Die Silbernitratlösung wurde also von den Stärkekörnern imbibirt und zwar in die einzelnen Schichten in um so grösserer Menge, je grösser vorher der Wassergehalt war. Die wasserreichen Schichten erschienen dann schwarz, die dichteren rauchgrau u. s. f. Solche Stärkekörner geben, in Canadabalsam eingebettet, sehr instructive Präparate. Ich habe nun dieselbe Methode auch für die Stärkekörner von *Pellionia* angewandt und erhielt auch hier dasselbe Resultat wie Correns.

Es haben sich nun aus den bisherigen Untersuchungen folgende Hauptresultate ergeben:

1. Die Theorie von Nägeli, nach welcher die Schichten durch Spaltung schon vorhandener Schichten zu Stande kommen, gilt für die Stärkekörner von *Pellionia* nicht.

2. Die äusseren Schichten sind die jüngsten, die inneren die älteren.
3. Der kugelige Theil des Stärkekornes entsteht, wenn dasselbe noch ganz vom Chlorophyllkorn umschlossen ist; die ganz herum laufenden Schichten entstehen, solange der Stärkebildner das Korn auch mit seinem farblosen Theil noch vollständig umschliesst und die sich auskeilenden Schichten bilden sich nach vollständiger Durchbrechung des Stärkebildners. Es besteht also zwischen der Form des Stärkebildners und derjenigen des Kornes ein directer Zusammenhang und zwar so, dass letztere von ersterer abhängt.
4. Das Stärkekorn wächst immer dort, wo der Chloroplast sitzt.
5. Buckel und Auswüchse sind durch scharfe Linien vom ursprünglichen Korn getrennt.
6. Wenn der Stärkebildner eine Stelle verlässt, so verändert sich das Korn an jener Stelle nicht mehr.
7. Zusammengesetzte und halbzusammengesetzte Körner entstehen nicht durch Theilung des ursprünglichen Kornes, sondern dadurch, dass in einem Chloroplasten mehrere Stärkecentren zugleich angelegt werden.

   Alle diese Punkte sprechen in hohem Masse zu Gunsten der Appositionstheorie, es kann jedoch diese so lange nicht als bewiesen betrachtet werden, so lange man die Entstehung der Schichtung nicht genau feststellen kann.
8. Die Struktur des Stärkekornes hat auf die Art der Corrosion keinen Einfluss, jedoch auf die Intensität derselben, indem die weicheren Partien der Corrosion leichter nachgeben als die dichten und indem die Schichten an ihren Enden im Allgemeinen leichter corrodirt werden als tangential.
9. Der Chloroplast besteht aus einer homogenen Grundmasse, dem Stroma, mit eingelagerten Farbstoffkügelchen, den Grana.

II. Theil.

Das erste Auftreten der Stärkekörner in den Stärkebildnern des Vegetationskegels.

Schimper (12) hat im Jahre 1885 alles Wesentliche, was bisher von ihm und anderen Forschern über die Chromatophoren bekannt wurde, in einer Arbeit niedergelegt. Auch die geschichtliche Entwickelung des Problems über die Entstehung der Chromatophoren ist

hier genau angegeben, so dass es keinen Zweck hat an dieser Stelle nochmals darauf zurückzukommen.

Es wurde von Schimper (1) gezeigt, dass die Stärkekörner immer, auch in farblosen Pflanzentheilen, im Innern oder an der Oberfläche von besonderen Körperchen, den Stärkebildnern entstehen; es wurde dann von A. Meyer (16) und ihm nachgewiesen, dass diese Stärkebildner den Chromatophoren homologe Gebilde sind. Schimper (19) wies ferner nach, dass die Chromatophoren als Leucoplasten schon im Vegetationskegel und in der Eizelle vorhanden sind. Es gelang ihm festzustellen, dass bei *Hyacinthus non-scriptus, Daphne Blagayana* und *Torenia* unter den Phanerogamen, ferner bei *Atrichum undulatum* und *Anthoceros laevis* unter den Bryophyten Leucoplasten mit Stärkeeinschlüssen in der Eizelle vorhanden sind. Die Vermehrung der Chromatophoren geschieht durch Theilung schon vorhandener Chromatophoren. Auch über diese Theilung der Chromatophoren ist alles Wesentliche in der oben citirten Arbeit Schimper's zu finden. Das Auftreten der Stärkekörner in Leucoplasten, sowie auch die Ansicht, dass die Chromatophoren immer aus schon vorhandenen Chromatophoren hervorgehen, wurde auf Grund der erwähnten Arbeiten Schimper's als feststehende Thatsache betrachtet. Nun erschien aber eine Arbeit von O. Eberdt (20), in der sozusagen die ganze Lehre Schimper's mit einem Schlage über den Haufen geworfen wird.

Die stark lichtbrechenden Körperchen, die Stärkebildner Schimper's, welche in den Zellen in der Nähe des Vegetationskegels vorkommen, sollen sich nach Eberdt direct in Stärke umwandeln; sie sind nach ihm nicht von Anfang an im Urmeristem vorhanden, sondern sie entstehen durch Differenzirung aus dem Protoplasma; denn die jüngsten Zellen des Vegetationskegels zeigen weiter nichts als den Zellkern und ein vollständig homogenes oder feinkörniges Protoplasma. Eberdt hat diese lichtbrechenden Körperchen mit dem Namen „Stärkegrundsubstanz" belegt. Die Umwandlung dieser Körperchen in Stärke wird von einer anhaftenden Plasmahaut oder Kappe besorgt, für welche Eberdt den Namen Stärkebildner beibehalten möchte. Auf Grund seiner Beobachtungen bei *Phajus* behauptet Eberdt weiter, dass es nicht die Stärkegrundsubstanz sei, welche unter dem Einfluss des Lichtes zu ergrünen vermöge, sondern eben dieses, derselben anhaftende Protoplasma.

Eberdt kam also zu Resultaten, die denjenigen Schimper's direct widersprechen. Sämmtliche von Eberdt untersuchten Objecte wurden deshalb von mir, auf Anrathen meines verehrten früheren

Lehrers G. Klebs, einer genauen Prüfung unterworfen und ich kam dabei zu dem Schlusse, dass die von Schimper gemachten Angaben in allen wesentlichen Punkten richtig sind. Es ist mir immer gelungen die Anwesenheit der Leucoplasten im Vegetationskegel nachzuweisen.

Zunächst untersuchte ich noch, um die Entwickelung der Stärkekörner einmal an einer Pflanze vollständig festzustellen, den Vegetationskegel von

Pellionia Daveauana.

Um den Vegetationskegel zu schneiden, verwendete ich das von Overton angegebene Verfahren der Einbettung in Celloidin, nachdem ich das Material vorher in Sublimatalkohol fixirt hatte. Diese Methode leistet hier ausgezeichnete Dienste, da die Vegetationskegel von *Pellionia* sehr klein und deshalb von Hand schwierig zu schneiden sind.

Ein Längsschnitt zeigt, dass auch schon der Kern der jüngsten Zellen von rundlichen Körperchen umgeben ist. Die Untersuchung der Zellen in verschiedener Entfernung von der Spitze ergab folgende Resultate:

1. In den Initialzellen liegen die lichtbrechenden Körperchen dicht um den Kern herum, sie sind zu 3 bis 5 vorhanden und von sehr geringer Grösse (Fig. 44).
2. In einer Entfernung von der Spitze von etwa 180 μ liegen sie der Mehrzahl nach noch um den Kern herum, doch sind auch einige schon ins Protoplasma hinausgewandert.
3. Bei einer Entfernung von 230 μ sind schon die meisten im Protoplasma der Zelle zerstreut und ihre Grösse hat bedeutend zugenommen.
4. Bei 400 μ von der Spitze beträgt ihre Grösse durchschnittlich 2,4 μ und bei Einwirkung von Jod ist in ihrem Innern bereits die Anlage eines Stärkekorns wahrzunehmen.
5. In einer Entfernung von etwa 500 μ sind fast alle Stärkebildner mit ihren Einschlüssen in das Protoplasma hinausgewandert.

Um die Leucoplasten des Vegetationskegels recht deutlich sichtbar zu machen, versuchte ich alle möglichen Tinctionsmittel; am besten ist die Färbung mit Fuchsin gelungen. Der Zellkern war intensiv, die Leucoplasten weniger stark roth gefärbt.

Es lässt sich leicht erkennen, dass das Mark in der Stärkebildung dem Rindenparenchym weit voraus ist, indem in einer Zone, wo die Stärkekörner der Rinde durchschnittlich erst eine Grösse von 6,3 μ haben, die des Markes durchschnittlich schon 8,8 μ Länge besitzen. In Bezug auf die Vertheilung der Stärkekörner lässt sich schon im Vegetationskegel die Differenzirung erkennen, wie sie später im ganzen Stengel herrscht, indem die Epidermis, das Collenchym und die zwei äusseren Zelllagen der Rinde keine Stärke enthalten; nur die Leucoplasten sind in ihnen deutlich wahrzunehmen.

Das allererste Auftreten der Stärke macht sich als kleines Pünktchen im Leucoplasten bemerklich; dasselbe färbt sich mit Jod zuerst nur schwach röthlich, in einem späteren Stadium rothviolett und dann schwarz.

Ein Längsschnitt durch einen frischen Vegetationskegel zeigt, dass die Stärkebildner schon in einer Entfernung von 130 μ von der Spitze grün gefärbt erscheinen. Die Färbung tritt jedoch nicht plötzlich mit voller Intensität auf, sondern sie nimmt von der Spitze nach hinten allmählich an Intensität zu, so dass es eigentlich nicht möglich ist, mit Bestimmtheit zu sagen, wo die Grenze zwischen Leucoplasten und Chloroplasten liegt.

Dort, wo die Ergrünung beginnt, zeigt sich eine grosse Mannigfaltigkeit in der Form der Chloroplasten, indem alle Uebergänge zwischen kugeligen und spindelförmigen Formen vorkommen (Fig. 45, 46, 47). Viele sind auch biscuitförmig eingeschnürt (Fig. 48, 49) und oft liegen zwei oder drei runde Chloroplasten so bei einander (Fig. 50), dass sie als Theile eines vorher einheitlichen Körperchens erscheinen. Es sind dies ohne Zweifel Theilungsstadien, denn es lässt sich an ihnen oft deutlich wahrnehmen, dass sich der Farbstoff an gewissen Punkten ansammelt (Fig. 48). Zwischen diesen Punkten entstehen dann schwächer gefärbte Zonen. An diesen Stellen lässt sich eine Einschnürung erkennen, welche immer tiefer wird (Fig. 49) bis die beiden Theile getrennt sind und sich wieder zu kugeligen Chloroplasten abrunden. Wir haben demnach folgende Entwickelung der Chloroplasten von *Pellionia:*

1. Der Kern der jüngsten Zellen ist von Leucoplasten umgeben.
2. Die Leucoplasten wandern ins Protoplasma der Zelle hinaus, sie nehmen an Grösse zu und ergrünen allmählich, sie werden zu Chloroplasten.
3. Die Chloroplasten vermehren sich (bei 150 bis 200 μ Entfernung von der Spitze) durch Theilung.

4. Im Innern der Chloroplasten beginnt sich Stärke zu entwickeln (300 bis 400 μ von der Spitze) und zwar im Markgewebe früher als im Rindengewebe.

Die weitere Entwickelung der Stärkekörner wurde bereits im I. Theil der Arbeit beschrieben.

Es folgt nun die Beschreibung der schon von Schimper und Eberdt untersuchten Pflanzen und daran anschliessend einige neue analoge Fälle.

Scindapsus pinnatifidus Schott.

Diese Pflanze entspricht in ihrem Verhalten in Bezug auf die Stärkekörner in jeder Beziehung der von Eberdt untersuchten *Philodendron grandifolium.* Hier wie dort finden sich im Parenchym des Stengels zusammengesetzte Stärkekörner, die vollständig übereinstimmen mit den Fig. 5, 6, 7 Taf. XI, wie sie Eberdt (20) wiedergibt.

Schimper (1) hat über die Stärkekörner von *Philodendron* folgende Angaben gemacht. Der Zellkern junger Epidermiszellen des Stengels und Blattstiels ist umgeben von kugeligen, matt glänzenden Körperchen, Stärkebildnern. Diese Körperchen erzeugen dicht unter der Oberfläche zahlreiche Stärkekörnchen, deren Dauer eine beschränkte ist, indem in ausgewachsenen Epidermiszellen nichts mehr von ihnen zu sehen ist. Schimper hat dann die Entstehung der zusammengesetzten Stärkekörner von *Amomum Cardamomum* mit derjenigen in der Epidermis von *Philodendron* identificirt und hat hieraus (1 p. 893) den Schluss gezogen, dass auch die zusammengesetzten Stärkekörner im Mark von *Philodendron* auf dieselbe Weise entstehen, also dadurch, dass in einem Stärkebildner mehrere Stärkekörner zugleich angelegt werden. Durch eine weitere Arbeit Schimper's (19) in der er auf pag. 106 sagt: „Meine Untersuchungen haben ergeben, dass die Vegetationspunkte stets differenzirte Chlorophyllkörper resp. ihre farblosen Grundlagen enthalten; dass dieselben nicht durch Neubildung aus dem Zellplasma, sondern durch Theilung aus einander entstehen, und dass sie alle Chlorophyllkörper und Stärkebildner der aus dem Scheitelmeristem sich entwickelnden Gewebe erzeugen", wird dann dargethan, dass die Stärkebildner schon im Vegetationskegel vorhanden sind. Schimper hat dies bei *Philodendron* speciell nicht beschrieben.

Eberdt macht nun über *Philodendron* folgende Angaben: Die jüngsten Zellen des Vegetationspunktes sind erfüllt mit einem feinkörnigen Protoplasma. In einem nur wenig älteren Stadium wird dann das Plasma grobkörnig, die grösseren Körner nähern sich dem Kern,

wo sie sich zu maulbeerartigen Gruppen zusammenlagern. Diese Körperchen, die von Protoplasma umgeben sind, sollen sich dann direct in Stärke umwandeln und zwar sollen bei Einwirkung von Jod in einem gewissen Stadium die ganzen Körnchen sich blau färben, die Ränder sogar stärker als das Centrum. In einem früheren Stadium hat Eberdt bei Einwirkung von Jod ein röthlich gefärbtes Pünktchen im Innern derselben beobachtet.

Meine eigenen Untersuchungen haben nun, indem zuerst die Epidermis und dann der Stengel einer genauen Prüfung unterworfen wurden, folgende Resultate ergeben. In der Epidermis junger Stengeltheile und Blattstiele fand ich die Verhältnisse genau so, wie sie von Schimper beschrieben wurden. Junge Zellen zeigten viele um den Zellkern herum gelagerte Körperchen (Fig. 51), die in einem späteren Stadium an ihrer Peripherie viele, kleine Stärkekörnchen erzeugten (Fig. 52), welche in alten Zellen wieder gelöst wurden. Eberdt hat offenbar die Epidermis nicht genau untersucht, denn er sagt auf pag. 306: „Ebenso wenig kann ich die Schimper'sche Angabe bestätigen, dass sie (die Körperchen) die Stärkekörnchen in ihrer Peripherie, dicht unter der Oberfläche, erzeugen."

Auch noch in den äussersten Parenchymzellen entstehen die Stärkekörner zu mehreren in einem Stärkebildner; nur sind hier die Stärkebildner intensiv grün gefärbt. Der grüne Stärkebildner bildet dann eine Hülle um die kleinen Stärkekörner und füllt auch die Zwischenräume zwischen denselben aus.

Es wäre zu erwarten, dass von den grünen äusseren Partien des Stengels bis zu den farblosen alle möglichen Uebergänge in der Entstehungsweise der Stärke zu finden wären; es findet sich aber im Rindengewebe eine Zone, welche den chlorophyllhaltigen Theil des Stengels vom chlorophyllosen trennt, in der gar keine Stärke gebildet wird.

Untersucht man eine Stengelspitze auf Querschnitten von den älteren Theilen nach der Spitze zu fortschreitend, so findet man zunächst grosse, zusammengesetzte Stärkekörner, an denen von einem besonderen Stärkebildner nichts mehr wahrzunehmen ist. Weiter nach vorn erkennt man Gruppen von Leucoplasten mit Stärkeeinschlüssen zum Theil um den Kern herum gelagert, zum Theil im Protoplasma zerstreut; weiter vorn findet man einzelne Leucoplasten mit Stärkeeinschlüssen. Die zusammengesetzten Stärkekörner im Marke von *Scindapsus* (resp. *Philodendron*) entstehen also offenbar, indem mehrere Leucoplasten zu Gruppen zusammentreten, wie dies ganz richtig von

Eberdt beobachtet wurde. Nur ist die Angabe von Eberdt nicht richtig, dass die Leucoplasten auch an den sich gegenseitig berührenden Rändern bei Einwirkung von Jod intensiv schwarz gefärbt werden. Es ist im Gegentheil leicht zu beobachten, dass die Färbung im Innern von Anfang an am intensivsten ist; die farblose Hülle, der Stärkebildner, nimmt dann durch die Dehnung infolge des Wachsthums der Stärkekörner an Dicke mehr und mehr ab, bis sie auf ein sehr dünnes Häutchen zwischen den einzelnen Theilkörnern reducirt wird, das zuletzt ganz verschwindet. Die Leucoplasten wandeln sich also nicht selbst in Stärke um, sondern sie erzeugen das Stärkekorn in ihrem Innern. Sie sind deshalb ganz richtig im Schimper'schen Sinne mit dem Namen „Stärkebildner“ und nicht mit „Stärkegrundsubstanz“ zu belegen.

Aus den bisherigen Angaben ergibt sich, dass bei *Scindapsus* und *Philodendron* die Entstehungsweise der Stärkekörner im Mark eine andere ist als in der Epidermis; Schimper glaubte, der Vorgang sei in der ganzen Pflanze so, wie in der Epidermis, während Eberdt diese gar nicht untersuchte und diese Ansicht deshalb zum Voraus verwarf.

In der Epidermis und im äussern Rindenparenchym treten also in einem Leucoplasten mehrere Stärkekörner auf; hingegen entstehen die zusammengesetzten Körner im Markgewebe durch Vereinigung mehrerer Leucoplasten, von denen jeder ein Stärkekorn erzeugt.

Was nun das Verhalten der Stärkebildner in den jüngsten Zellen des Vegetationskegels anbetrifft, so muss ich zugeben, dass es hier sehr schwer ist die Leucoplasten von Anfang an zu sehen. Aber wenn man sie auch gar nicht wahrnehmen könnte, so könnten sie doch niemals in der von Eberdt angegebenen Weise entstehen, denn sobald sie nur einigermassen an Grösse zugenommen haben, erkennt man, dass sie in der Nähe des Zellkernes liegen. Sie entstehen also nicht im Cytoplasma, um dann von dort nach dem Kerne hinzuwandern. Im Gegentheil, sie zeigen später das Bestreben zum Theil in die Zelle hinaus zu wandern; die ausgewachsenen Stärkekörner erfüllen ja die ganze Zelle. In den jüngsten Zellen ist es mir gelungen dieselben bei Anwendung der apochrom. homog. Immersion von Zeiss in Verbindung mit dem Compensationsocular als etwas stärker lichtbrechende Körperchen in der Nähe des Kernes wahrzunehmen (Fig. 53). Bei Anwendung gewöhnlicher Objective waren sie von den Mikrosomen kaum zu unterscheiden.

Canna gigantea.

Auch für diese Pflanze bestreitet Eberdt das Vorhandensein der Stärkebildner im Vegetationskegel; auch hier sollen sie im Protoplasma entstehen, sich dann dem Kerne nähern und sich dort zu Gruppen vereinigen. Diese Gruppen lösen sich nachher wieder auf, nachdem bereits die Bildung der Stärke begonnen hat. Wie bei *Philodendron* sollen sich auch die Leucoplasten von *Cana* direct von innen heraus in Stärke umwandeln.

Meine Untersuchungen haben zu ganz anderen Ergebnissen geführt. In den jüngsten Zellen des Vegetationskegels des Rhizoms finden sich um den Kern herum lichtbrechende kugelige Körperchen zu 4 bis 6; sie treten scharf hervor und sind nichts anderes als die Schimper'schen Stärkebildner (Fig. 54). Die Körperchen wandern weiter hinten ins Protoplasma hinaus und vertheilen sich so mehr und mehr in der Zelle. Das Material wurde kurz vor dem Austreiben der Sprosse im Mai untersucht und zwar wurden die Schnitte direct in absoluten Alkohol gebracht.

Von einer Anordnung der Leucoplasten zu Gruppen konnte ich absolut nichts sehen; es ist auch gar nicht denkbar, was dies hier für einen Zweck haben sollte; es entstehen ja nicht, wie bei *Philodendron,* zusammengesetzte Körner, sondern lauter einfache, excentrisch geschichtete.

Die Leucoplasten finden sich übrigens in allen Theilen des Vegetationskegels, sowohl im Dermatogen als auch in den übrigen Meristemen; ihre durchschnittliche Grösse mochte etwa 1 μ betragen, sie nehmen dann nach hinten bis zu 2 μ und mehr zu.

Die Stärke tritt im Innern dieser Körperchen auf, und zwar, wie schon Schimper (1) beobachtete, sehr nahe der Peripherie; es ist jedoch keine Spur davon wahrzunehmen, dass sich später der ganze Leucoplast mit Jod schwarz färbt, sondern Stärkekorn und Stärkebildner nehmen noch etwas an Grösse zu, dann durchbricht das Stärkekorn den Leucoplasten und dieser sitzt dem excentrisch weiter wachsenden Korn als Kappe auf (Fig. 55, 56). Meine Beobachtungen stimmen hierin mit denjenigen Schimper's nicht vollständig überein, indem nach ihm, wie aus seinen Abbildungen (Bot. Zeit. 1880. Taf. XIII Fig. 47, 48) zu sehen ist, der Stärkebildner seine rundliche Gestalt längere Zeit beibehält; ich fand jedoch in den meisten Fällen den Stärkebildner kappenartig umgeformt. Dieselbe Beobachtung hat auch A. Meyer (16, pag. 37) gemacht. An ausgewachsenen Körnern ist

vom Stärkebildner nichts mehr zu sehen. Dies ist aber durchaus kein Beweis dafür, dass er nicht am Anfang die ihm von Schimper zugeschriebene Function ausübt. Um allen Anforderungen gerecht zu werden, machte ich auch den von Eberdt auf pag. 327 angegebenen Versuch mit Ferrocyankalium und Eisenchlorid. Die Leucoplasten traten in jungen Zellen als intensiv blau gefärbte Kügelchen hervor. In älteren Stadien bildeten sie noch einen dünnen blauen Saum am hintern Ende der Stärkekörner, entsprechend der Fig. 56.

Symphytum tuberosum L.

Diese Pflanze, die ich der Güte von Herrn Prof. Schröter in Zürich zu verdanken habe, hat in ihrem Rhizom eine reichliche Menge von Stärkekörnern aufgespeichert; die Pflanze wurde nach der Blüthezeit untersucht. Die meisten Körner sind einfach, centrisch geschichtet, doch finden sich auch viele namentlich zweifach, seltener drei-, vier- und mehrfach zusammengesetzte Körner. Auch hier konnte ich constatiren, dass die Stärkekörner im Innern von Stärkebildnern auftreten und zwar einzeln oder zu mehreren in demselben Stärkebildner. Die zusammengesetzten Körner entstehen also hier, wie die zusammengesetzten Körner im Rhizom von Amomum, dadurch, dass in demselben Stärkebildner gleichzeitig mehrere Stärkekörner angelegt werden. An den ausgewachsenen Körnern ist auch bei *Symphytum* nichts mehr vom Stärkebildner wahrzunehmen.

Polygonatum verticillatum All.

Das Rhizom (frisch untersucht und in Picrinsäure-Alkohol) ist am Ende der Vegetationsperiode erfüllt von kleinen, einfachen runden Stärkekörnern, an denen eine weitere Differenzirung nicht zu erkennen ist. In den Zellen in der Nähe des Vegetationskegels fand ich die Stärke als sich mit Jod schwarz färbendes Kügelchen im Innern von Leucoplasten auftreten.

In den jüngsten Zellen des Vegetationskegels war der Kern umlagert von 3—6 lichtbrechenden Körperchen, die sich später ins Protoplasma der Zelle zerstreuten, um dann in ihrem Innern je ein Stärkekorn zu erzeugen.

Convallaria majalis.

Im Rhizom von *Convallaria* finden sich, wie Eberdt hervorhebt, zusammengesetzte Stärkekörner ähnlich denjenigen von *Philodendron*. Rhizome, die ich am 24. Mai untersuchte, zeigten dieselbe Ausbildung

der Stärkekörner, hingegen waren die Zellen noch lange nicht vollständig mit Stärke erfüllt. Nach Eberdt gelten für die Entstehung der Stärkekörner von *Convallaria* dieselben Gesetze, wie er sie für *Philodendron* aufgestellt hat. Leider kann ich aber Eberdt auch hier nicht in allen Punkten beistimmen. Vor allem ist hervorzuheben, dass die Stärkebildner von *Convallaria* schon in den jüngsten Zellen des Vegetationskegels als um den Kern herum gelagerte Körperchen zu erkennen sind (Fig. 57). Diese Körperchen nehmen nach hinten rasch an Grösse zu und vertheilen sich zum Theil im Cytoplasma. Einige, namentlich die um den Kern herum gelagerten, ordnen sich dann zu Gruppen, aus welchen die zusammengesetzten Stärkekörner hervorgehen. Es geschieht dies jedoch auch bei *Convallaria* nicht durch directe Umwandlung in Stärke, sondern so, dass zunächst im Innern des Stärkebildners ein kleines kugeliges Körnchen auftritt, das dann rasch an Grösse zunimmt und mit Jod leicht nachgewiesen werden kann. Gewöhnlich tritt in einem Stärkebildner nur ein einziges Korn auf; nicht selten, namentlich in jungen Blättern (Fig. 58) treten jedoch auch mehrere Stärkekörner in demselben Leucoplasten auf, so dass also die zusammengesetzten Körner sowohl auf die eine, als auch auf die andere Art zu Stande kommen können. Es gilt also auch für *Convallaria*, dass die Stärkebildner schon in den jüngsten Zellen des Vegetationskegel vorhanden sind, und dass die Stärke nicht durch directe Umwandlung aus ihnen hervorgeht, sondern in ihrem Innern gebildet wird. Der Stärkebildner wird auch hier allmählich aufgezehrt; an ausgewachsenen Körnern ist nichts mehr von ihm zu sehen.

Acropera Loddigesii Lindl. und Coelogyne cristata Lindl.

In den Knollen dieser beiden, häufig cultivirten Orchideen finden sich einfache Stärkekörner, an denen ich von Schichtung nichts bemerken konnte. Sämmtliche Stärkekörner tragen an ihrem hintere Ende eine Chlorophyllkappe. Die Verhältnisse sind bei beiden Pflanzen gleich, ich untersuchte jedoch nur den Vegetationskegel von *Acropera*. Der Zellkern der jüngsten Zellen ist umgeben von Leucoplasten (Fig. 59). Dieselben rücken später zum Theil ins Protoplasma der Zelle hinaus (Fig. 60), bleiben jedoch der Mehrzahl nach in der Nähe des Kernes. Schon sehr nahe der Spitze des Vegetationskegels tritt in ihnen die Stärke in der schon oft angegebenen Weise auf. Diese Leucoplasten sind also die Schimper'schen Stärkebildner. Dieselben ergrünen sehr früh und werden dann vom wachsenden Stärkekorn durchbrochen, so dass sie dem letzteren, ähnlich wie bei *Pellionia*, nur noch als

Kappe anhaften. Dies ist eigentlich ein directer Beweis dafür, dass die von Eberdt aufgestellte Theorie unrichtig ist, denn nach ihm müssten die Stärkebildner sich direct in Stärke umwandeln, es müsste sich dann nachträglich etwas Protoplasma anlagern, das dann ergrünen und sich auf diese Weise direct in einen Chloroplasten umwandeln würde. Dies ist aber, wie gesagt, nicht der Fall, sondern es ist der Stärkebildner, der von Anfang an als Leucoplast im Vegetationskegel vorhanden ist, selbst, der sich später zum Chlorophyllkorn umwandelt.

Odontoglossum Oerstedii. R. F.

Auch bei dieser Pflanze sind die Knollen erfüllt mit Stärkekörnern, die in Chloroplasten entstehen. Die meisten Körner sind einfach, doch finden sich auch nicht selten zwei- und dreizählig zusammengesetzte. Bei Einwirkung von Schwefelsäure ist, nachdem vorher etwas Rohrzuckerlösung zugesetzt wurde, da die Körner gelöst werden und die Chloroplasten allein zurück bleiben, leicht zu erkennen, dass bei den zusammengesetzten Körnern zwischen den einzelnen Theilkörnern dünne Chlorophyllplatten vorhanden sind. Auch bei dieser Pflanze ist es mir gelungen in den jüngsten Zellen des Vegetationskegels um den Kern herum gelagerte Leucoplasten nachzuweisen (Fig. 61); in einer Zelle, die eben in Theilung begriffen war, waren die Theilkerne ebenfalls von Leucoplasten umgeben (Fig. 62). Die Leucoplasten sind in älteren Zellen im Cytoplasma zerstreut und die Stärke tritt auch hier wieder in ihrem Innern auf; und zwar wird meist ein einziges Korn angelegt; nicht selten treten gleichzeitig zwei oder drei Körner in einem Stärkebildner auf, wodurch die erwähnten zusammengesetzten Körner entstehen. Die Chloroplasten werden, wie bei *Acropera* von den wachsenden Stärkekörnern durchbrochen und bilden dann Kappen am hintern Ende bei den einfachen und zwischenliegende Platten bei den zusammengesetzten Körnern.

Stanhopea.

Ganz dieselben Ansichten wie für *Philodendron* hat Eberdt auch für die Entwickelung der Stärkekörner von *Stanhopea* ausgesprochen; es hat keinen Werth dieselben hier nochmals anzuführen, es folgt deshalb sogleich die Beschreibung meiner eigenen diesbezüglichen Beobachtungen. In den jüngsten Zellen des Vegetationskegels (unter dem Vegetationskegel bei den monopodial verzweigten Orchideen verstehe ich in allen beschriebenen Fällen den Vegetationskegel der Hauptachse und nicht denjenigen der Seitensprosse, welche be-

kanntlich nur einige Blätter erzeugt, um dann sein Wachsthum einzustellen; näheres hierüber findet sich in „Engler und Prantel, Nat. Pflanzenfamilien", II. Theil, 6. Abth.), ist der Zellkern von rundlichen Körperchen (Fig. 63) umgeben, welche in älteren Zellen zum Theil ins Cytoplasma hinauswandern. Die Stärke tritt auch hier als kleines, mit Jod zuerst röthlich, später blau gefärbtes Pünktchen auf. Die Angabe von Eberdt, dass sich die Peripherie dieser Körperchen am intensivsten färbe, kann ich nicht bestätigen. Diese Stärkebildner legen sich sammt ihren Einschlüssen zu Gruppen zusammen, wie dies auch von Eberdt richtig angegeben wird, und bedingen so das Zustandekommen zusammengesetzter Körner. Die Stärkebildner, die noch einige Zeit als dünne Lamellen zwischen den einzelnen Theilkörnern vorhanden bleiben, nehmen mehr und mehr an Masse ab und an ausgewachsenen Körnern ist nichts mehr von ihnen vorhanden.

Die Zahl der Stärkebildner nimmt, von der Spitze nach hinten fortschreitend, rasch zu. Sie vermehren sich jedoch nicht dadurch, dass neue Leucoplasten im Protoplasma entstehen; denn es fanden sich in keiner einzigen Zelle kleine, in Entstehung begriffene, neben schon ausgewachsenen Körperchen. Auch die Stärke tritt in allen Stärkebildnern zu gleicher Zeit auf.

Ein Querschnitt durch eine ausgewachsene Knolle von *Stanhopea* zeigt nun folgende lehrreiche Verhältnisse. In der Epidermis und in den äussersten Parenchymzellen finden sich Chlorophyllkörner, die in ihrer Grösse ganz den Leucoplasten im Vegetationskegel entsprechen und durch Ergrünen aus diesen entstanden sind. Sie bildeten in den untersuchten Knollen keine Stärke. Weiter nach innen finden sich diese Chlorophyllkörner zu Gruppen vereinigt und jeder hatte einen kleinen Stärkeeinschluss gebildet; noch weiter gegen das Centrum hin fortschreitend nahmen die Stärkeeinschlüsse an Grösse bedeutend zu. In einer gewissen Zone waren sie nur noch von einer dünnen Haut von Chlorophyll bedeckt und auch zwischen den Theilkörnern, die sich gegenseitig abgeflacht hatten, waren noch ganz dünne Chlorophyllplatten vorhanden. Noch weiter im Inneren fanden sich schöne zusammengesetzte Stärkekörner, die offenbar in den farblosen Stärkebildnern ganz auf dieselbe Weise entstanden sind wie diejenigen in den Chlorophyllkörnern. Es erscheint mir deshalb sehr wahrscheinlich, dass eben die Stärkebildner von den wachsenden Stärkekörnern mehr und mehr gedehnt werden, dass sie auf diese Weise zu sehr dünnen Häutchen und Zwischenplatten ausgezogen werden, die eben an ausgewachsenen Körnern entweder ganz verschwinden oder einfach nicht

mehr wahrgenommen werden können. Auf keinen Fall aber kann ich der Ansicht beistimmen, dass die Leucoplasten des Vegetationskegels direct in Stärke umgewandelt werden.

Ganz gleich, wie bei Stanhopea, sind auch die Verhältnisse in den Knollen von Sturmia Loeselii. Auch hier haben wir vielfach zusammengesetzte Stärkekörner, die in den äusseren Parthien der Knolle in Chlorophyllkörnern entstehen, während sie im Innern in farblosen Leucoplasten angelegt werden.

Epipactis palustris Crantz.

Eberdt hat über diese Pflanze nur wenige Angaben gemacht, die aber nur zum kleineren Theile auf Beobachtungen beruhen; zum grösseren Theile sind es Vermuthungen. Eberdt fand in jugendlichen unter der Epidermis gelegenen Zellen Körperchen von nierenförmiger Gestalt; in älteren Zellen sollen sich nun unvollständig elliptische zusammengesetzte Stärkekörner finden, die sehr wahrscheinlich aus diesen nierenförmigen Körperchen durch directe Umwandlung in Stärke hervorgegangen sind.

Ich habe nun die Rhizome etwa acht Tage vor der Blüthezeit der Pflanze einer genauen Untersuchung unterworfen und kam dabei zu Resultaten, die mit den Vermuthungen von Eberdt absolut nicht übereinstimmen.

In den ausgewachsenen Rhizomen von *Epipactis* finden sich viele einfache und mehrfach zusammengesetzte Stärkekörner, an denen von Schichtung auch bei sehr starker Vergrösserung nichts wahrzunehmen ist. Die zusammengesetzten Körner haben sehr oft elliptische Gestalt (Fig. 64), dagegen sind die Ellipsen niemals geköpft oder nur sehr selten, und wenn dies der Fall ist, so ist leicht zu sehen, dass sich eben nur einige Theilkörner aus dem Verbande losgelöst haben. Schon dies ist ein Grund dafür, dass die Stärkekörner nicht aus den von Eberdt beschriebenen nierenförmigen Körperchen durch directe Umwandlung derselben und nachträgliches Wachsen entstehen können. Ein anderer wichtiger Grund gegen diese Vermuthung liegt darin, dass an ausgewachsenen Stärkekörnern niemals ein der Ausbuchtung der Körperchen entsprechender Hohlraum vorhanden ist, sondern es sind compact zusammengesetzte Körner, wie bei *Philodendron,* nur sind im Allgemeinen weniger Theilkörner vorhanden.

Ganz dieselben Stärkekörner wie in den Rhizomen finden sich auch in den Parenchymzellen der Wurzeln, nur sind die Körner nicht so gross wie im Rhizom und selten mehr als zwei-, drei- oder vier-

zählig. Uebrigens bilden diese wenigfach zusammengesetzten Körner auch in den Rhizomen die Hauptmasse.

Ferner ist zu bemerken, dass die von Eberdt beschriebenen und abgebildeten nierenförmigen Körperchen nur in der Epidermis der Rhizome und in den äussersten Lagen des Rindengewebes vorkommen und zwar auch dort niemals allein, sondern in denselben Zellen finden sich immer auch einige compacte Körperchen. Die Stärke bildet sich immer in den letzteren.

Die Untersuchung des Vegetationskegels der unterirdischen Stengel hat ergeben, dass der Kern der jüngsten Zellen von Leucoplasten umgeben ist, die aber erst bei Anwendung der besten Linsensysteme deutlich gesehen werden können (Fig. 65). Diese Leucoplasten nehmen nach hinten an Zahl und Grösse rasch zu (Fig. 65 a); sie bleiben verhältnissmässig lange in der Nähe des Kernes; in vielen Zellen konnte ich 20—30 und mehr solcher um den Kern herum gelagerte Körperchen zählen.

Legt man den Schnitt in Wasser, erwärmt etwas und setzt nachher Jod zu, so gelingt es leicht in ihnen das Auftreten der Stärkekörner zu beobachten. Die Stärkekörner treten entweder einzeln oder zu zwei bis mehreren in demselben Stärkebildner auf (Fig. 66 und 66 a). Die zusammengesetzten Körner entstehen also hier, wie bei *Odontoglossum* dadurch, dass mehrere Stärkekörner zugleich in demselben Stärkebildner angelegt werden. Anfangs ist der Stärkebildner noch vollkommen kugelig; er wird aber allmählich durch das Wachsen der Stärkeeinschlüsse ausgebuchtet. Die Substanz des Stärkebildners bleibt zwischen den einzelnen Theilkörnern längere Zeit erhalten, wird aber mit dem Wachsthum der Körner mehr und mehr gedehnt, bis sie zuletzt wenigstens für unser Auge ganz verschwindet, so dass an ausgewachsenen Körnern vom Stärkebildner nichts mehr wahrzunehmen ist.

In der Epidermis des Stengels von *Epipactis* finden sich zahlreiche Chloroplasten, die namentlich in der Epidermis junger Internodien um den Kern herum gelagert sind. Sie sind von kugeliger oder etwas länglicher Gestalt. Manchmal begegnet man jedoch in jungen Internodien solchen Gebilden von sehr langgestreckter und biscuitartig eingeschnürter Form (Fig. 67). Diese sind offenbar in Theilung begriffen, denn es gelingt leicht alle möglichen Stufen zwischen zwei neben einander liegenden runden und einem langgestreckten mit schwacher Einschnürung versehenen Chloroplasten zu finden (Fig. 68). In älteren Zellen finden sich auch alle möglichen spindelförmigen oder an einem Ende keulenförmig angeschwollenen Körperchen; diese sind jedoch

sehr wahrscheinlich als mehr oder weniger degenerirt aufzufassen. In der Epidermis des unteren farblosen Theiles des Stengels finden sich auch häufig die von Eberdt beschriebenen ringförmigen Gebilde; über deren Entstehung konnte ich jedoch keine Beobachtungen machen.

Phajus Wallichii Schott.

Phajus ist eines der wichtigsten und beweiskräftigsten Objecte für die Entscheidung der Frage nach der Art der Entstehung der Stärkekörner. Die Pflanze wurde von Schimper, von A. Meyer und dann ebenfalls von Eberdt untersucht, dagegen sind die Angaben, die Eberdt über die bereits vorhandenen Untersuchungen macht, etwas unvollständig, so dass ich es für nöthig halte auch hier einen Rückblick auf die geschichtliche Entwickelung der Frage zu werfen.

Nach den Angaben, die Schimper in seiner ersten Arbeit über dieses Thema (1) macht, entstehen die Stärkekörner von *Phajus* an spindelförmigen Körperchen, Stärkebildnern, welche sich in den jugendlichen Zellen aus einer den Zellkern umlagernden Protoplasmamasse differenziren. Während des Wachsthums der jungen Stärkekörner nehmen die Stärkebildner allmählich eine stäbchenförmige Gestalt an. Durch die Form der Stärkebildner ist auch die Form der Stärkekörner bedingt, indem der grössere Querdurchmesser der Stärkekörner dem Stärkebildner parallel liegt, während der kleinere (die Körner sind abgeplattet) Querdurchmesser zur Längsrichtung des Stärkebildners senkrecht steht. Schon damals machte Schimper die Beobachtung, dass dem Stäbchen noch ein zweiter, gewissermassen formloser Theil anhaftet, was aus der Bemerkung hervorgeht: „Eine an das Stärkekorn angrenzende Schicht des Stärkebildners ist zarter und mehr oder weniger gequollen." Beim Ergrünen ist es der stabförmige Theil, welcher sich zum Chlorophyllkorne umwandelt.

Im Jahre 1882 hat dann Schimper (17, vergl. auch 19) die Ansicht ausgesprochen, dass dieser stab- oder spindelförmige Theil des Stärkebildners als krystallisirtes Eiweis aufzufassen sei. Der Stärkebildner besteht also aus einem activen formlosen und einem passiven krystallisirten Theil. Damit, dass Schimper sagt, dass der formlose Theil auf Kosten des Krystalls zunehmen könne (19), gibt er dann auch indirect zu, dass eben beide Theile zum Stärkebildner gehören, und dass nicht etwa der formlose Theil später hinzugetretenes Protoplasma ist.

Allerdings hat Schimper versäumt die Entwickelungsgeschichte dieser aus zwei Theilen bestehenden Stärkebildner nochmals festzustellen, denn er macht nirgends eine Angabe darüber, wie sich diese beiden Theile differenziren.

Hierüber machte hingegen A. Meyer (16, pag. 38) einige Angaben, die jedoch nur auf ungenügenden Beobachtungen beruhen. Nach A. Meyer ist der formlose Theil der eigentliche, ursprünglich vorhandene Stärkebildner; früher oder später entsteht dann in ihm der spindelförmige Krystall, der in jungen Stadien eben die formlose Substanz verdecke, so dass in jungen Zellen eben nur die Spindelchen wahrgenommen werden können. A. Meyer hat aber die jüngsten Zellen absolut nicht untersucht; der obige Ausspruch stützt sich allein auf die Schimper'schen Angaben. Auch die Stärkekörner werden immer im formlosen Theile des Stärkebildners angelegt. Meyer hat hier auch im Gegensatz zu den früheren Angaben von Schimper deutlich ausgesprochen, dass beim Ergrünen der Stärkebildner von *Phajus* nicht der Krystall, sondern der formlose Theil zum Chlorophyllkorn wird, indem er in den ausgebildeten Chlorophyllkörnern immer noch den Krystall als farbloses Stäbchen vorfand.

Dieser Ansicht hat sich dann auch Schimper (12, pag. 70) vollständig angeschlossen; Schimper anerkennt hier auch, dass die Stärkekörner nie direct am Krystall, sondern in dem demselben anhaftenden formlosen Theile entstehen.

Fassen wir die Resultate dieser verschiedenen Arbeiten zusammen, so ergeben sich folgende Thatsachen:

1. Der Stärkebildner von *Phajus* besteht aus zwei Theilen, einem krystallisirten, mehr oder weniger spindelförmigen und aus einem formlosen Theile.
2. Der formlose Theil ist der ursprünglich vorhandene, eigentliche Stärkebildner, in welchem sowohl der Krystall als auch die Stärkekörner gebildet werden.
3. Beim Ergrünen ist es der formlose Theil, der sich zum Chlorophyllkorn umwandelt.

Von diesen drei Ergebnissen ist nun das zweite unsicher, indem die thatsächlichen Beobachtungen dazu fehlen, und dies ist der Punkt, an dem nun Eberdt die ganze Theorie angreift, indem er nachzuweisen versucht, dass der formlose Theil des Stärkebildners secundär hinzu getretenes Protoplasma sei, das unter dem Einfluss des Lichtes zu ergrünen vermag. Auf diese Art stosst Eberdt mit einem Schlage die auf vielen Beobachtungen beruhende Theorie, dass Stärkebildner

und Chlorophyllkörner homologe Gebilde seien, um. Ferner will er damit beweisen, dass diese Gebilde aus dem Protoplasma entstehen und nicht von Anfang an in den meristematischen Zellen vorhanden seien.

Es war nun meine Aufgabe vor allem die Entwickelungsgeschichte der Stärkebildner nochmals einer genauen Untersuchung zu unterwerfen. Ich verwendete zu diesem Zweck den Vegetationskegel der Wurzel von *Phajus Wallichii Schott.,* da die Verhältnisse in der Wurzel mit denjenigen in den Knollen vollständig übereinstimmen. *Phajus Wallichii* hat übrigens ganz dieselben Stärkekörner und Stärkebildner wie *Phajus grandifolius,* so dass die Beweiskraft meiner Beobachtungen gar nicht durch die Untersuchung dieser anderen Species leidet.

Die Vegetationskegel wurden frisch geschnitten und die Schnitte sofort in Picrinsäure-Alkohol gebracht und dann mit homog. Immersion untersucht.

Es zeigte sich nun, dass die jüngsten Zellen des Vegetationskegels rundliche, um den Zellkern herum gelagerte Körperchen enthielten (Fig. 69). Etwas weiter nach hinten treten diese Körperchen zum Theil ins Protoplasma hinaus und es treten in ihrem Innern kleine Stärkekörnchen auf (Fig. 70), welche aber in einem etwas älteren Stadium wieder gelöst werden (Fig. 71); die Körperchen haben unterdessen etwas an Grösse zugenommen. Nun beginnen sich die Leucoplasten in die Länge zu strecken, sie schnüren sich biscuitförmig ein und theilen sich wie in der bei *Epipactis* beschriebenen Weise (Fig. 72).

In einem etwas älteren Stadium sieht man dann in ihrem Inneren ein spindelförmiges Körperchen von stärkerem Lichtbrechungsvermögen auftreten, so dass nun der Stärkebildner aus zwei scharf geschiedenen Theilen besteht (Fig. 73). Dass hier nicht Protoplasma der Zelle an ein schon vorhandenes Spindelchen getreten ist, ist schon deshalb klar, weil vorher gar kein Spindelchen vorhanden war, und ferner ist der formlose Theil vollständig homogen, was das Protoplasma nicht ist, und zeigt ganz dieselbe Lichtbrechung wie das vorher vorhandene Körperchen.

Nun tritt in einem älteren Stadium im formlosen Theil die Stärke auf, ganz in derselben Weise, wie in den kugeligen Stärkebildnern anderer Pflanzen (Fig. 74). Ich fand jedoch den formlosen Theil des Stärkebildners nie so mächtig entwickelt, wie ihn Eberdt bei seinen Figuren zeichnet; dieser Theil bildet im Gegentheil während der ganzen Entwickelung des Stärkekornes einen schwachen, oft schwer wahrnehmbaren Saum am hinteren Ende des Kornes.

In der eben beschriebenen Weise geht die Entwickelung der Stärkebildner im Markgewebe der Wurzel vor sich. In der Rinde ist dieselbe eine viel raschere, so dass dort die einzelnen Stadien nicht so leicht gesehen werden können.

Es geht also aus den obigen Beobachtungen unzweifelhaft hervor, dass der formlose Theil des Stärkebildners das Ursprüngliche ist und dass somit nicht das Protoplasma der Zelle, wie Eberdt annimmt, die Spindelchen einhüllt um nachher zu einem Chlorophyllkorne zu werden. Die Stärkebildner sind also auch bei *Phajus* schon im Vegetationskegel vorhanden und vermehren sich durch Theilung.

Die Angabe, dass die Spindelchen in der formlosen Masse entstehen, wird noch durch folgende Beobachtung gestützt. In jugendlichen Zellen einer Axillärknospe fanden sich rundliche Stärkebildner mit schon grossen Stärkeeinschlüssen. Der hintere Theil dieser Stärkebildner zeichnete sich durch grössere Lichtbrechung aus; es kann dieser Theil nichts anderes sein als der sich in diesem Falle etwas spät bildende Krystall (Fig. 75).

Meine übrigen Beobachtungen über das Ergrünen der Stärkebildner, ihr Verhalten in der Epidermis u. s. w., stimmen ganz mit den von Schimper und Meyer gemachten Angaben überein.

Es ist nun noch zu erwähnen, dass rundliche, um den Kern herum gelagerte Körperchen, die in ihrem Inneren Stärke bilden, auch von Eberdt beobachtet worden sind. Was aber aus diesen Körperchen wird, hat er nicht angegeben und er geht ohne Weiteres über diesen Punkt hinweg und sagt, dass in anderen Zellen Spindelchen vorhanden sind, die dann von protoplasmatischer Substanz umhüllt werden. Wie oben hervorgehoben, sind aber die Spindelchen eben in diesen runden Körperchen, die sich in die Länge strecken, entstanden, und die protoplasmatische Substanz ist nichts anderes als der übrig gebliebene, nicht krystallisirte Rest des Stärkebildners. Es ist allerdings nicht leicht diese Verhältnisse festzustellen, da oft in ein und derselben Zelle spindelförmige und runde Körperchen vorkommen können, und da überhaupt die Form der Stärkebildner in der Jugend eine verhältnissmässig sehr variable ist. Hingegen sind, wie schon gesagt die einzelnen Entwickelungsstufen im Mark der Wurzel verhältnissmässig weit auseinander gedrängt und können deshalb hier mit Sicherheit festgestellt werden.

Es bleibt mir nun noch übrig einige Worte über das weitere Verhalten der Stärkebildner beim Wachsthum der Körner zu machen. Eberdt behauptet, dass das Stäbchen sehr bald aufgezehrt werde,

dass es wenigstens nie an Körnern, die bereits geschichtet sind, noch zu sehen sei. Die Schichtung beginnt deutlich zu werden, wenn die Körner eine Länge von etwa 15 μ erreicht haben; ich fand die Stäbchen in der Wurzel noch an sämmtlichen Körnern, die unter 15 μ lang waren. In den Knollen konnte ich dieselben in Picro-Nigrosinpräparaten auch an sehr grossen bereits ausgewachsenen Körnern sehen, welche natürlich die Schichtung sehr deutlich zeigten. Ein Korn mit dem Stäbchen hatte eine Länge von 50 μ, ein anderes mass 70 μ und eines sogar 82 μ. Ganz ausgewachsene Körner erreichen allerdings noch eine viel beträchtlichere Grösse, und an solchen konnte ich auch das Stäbchen nicht mehr finden, aber sehr oft noch den formlosen Theil des Stärkebildners.

Eberdt hat also ganz recht, wenn er sagt, dass das Stäbchen im Verlaufe der Entwickelung aufgelöst wird, aber das ist absolut nichts Neues, denn es wurde auch schon von Schimper beobachtet. Hingegen geschieht die Auflösung gar nicht so enorm rasch, wie Eberdt sagt, sondern, wie meine Messungen beweisen, sehr allmählich.

In den äusseren Partien der Knollen werden überhaupt keine grossen Stärkekörner erzeugt, deshalb bleiben auch die Stäbchen in den ergrünenden Stärkebildnern jener Zone in ihrer ganzen Grösse erhalten.

Rückblick auf den II. Theil.

Werfen wir nun noch einen kurzen Rückblick auf die oben beschriebenen Untersuchungen, so sehen wir, dass alle von Schimper schon früher ausgesprochenen Ansichten auch für die von Eberdt und mir untersuchten Pflanzen ihre Gültigkeit behalten.

Die Stärkebildner sind als Leucoplasten schon im Vegetationskegel vorhanden; sie sind den Chloroplasten homologe Gebilde, indem sie sich unter Einfluss des Lichtes direct in solche umwandeln. Sehr schön ist dies im Vegetationskegel von *Pellionia* zu sehen, wo die Ergrünung in einem Längsschnitt von vorn nach hinten direct gesehen werden kann.

Die Vermehrung dieser Gebilde geschieht einfach durch Theilung; es ist mir allerdings nicht gelungen diese Theilungserscheinungen bei allen untersuchten Pflanzen nachzuweisen; es wäre überhaupt einmal eine besondere Aufgabe, diesen Nachweis bei einer möglichst grossen Anzahl von Pflanzen zu erbringen.

Es hat sich aus den obigen Untersuchungen ferner ergeben, dass die zusammengesetzten Stärkekörner auf zweierlei Art entstehen können, entweder treten in ein und demselben Stärkebildner mehrere Stärkekörner zugleich auf (Epidermis von *Philodendron, Pellionia, Symphytum tuberosum, Convallaria, Odontoglossum, Epipactis palustris)*, oder es treten mehrere Stärkebildner zu Gruppen zusammen (Mark von *Philodendron, Convallaria, Stanhopea)*.

Citirte Abhandlungen.

1. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner Bot. Zeit. 18°0.
2. C. Nägeli, Die Stärkekörner, Zürich 1858.
3. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Zeit. 1881.
4. C. Nägeli, Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Bot. Zeit. 1881.
5. A. Meyer, Ueber die Struktur der Stärkekörner. Bot. Zeit. 1881.
6. G. Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment unter specieller Berücksichtigung seiner Wirkung auf Stärkekörner innerhalb der Pflanze, Pringsheim, Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XXI, 1890.
7. A. Dodel, Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia Daveauana. Flora oder allg. bot. Zeit. 1892.
8. Fritzsche, Ueber das Amylum. Poggendorfs Annalen Bd. XXXII.
9. H. Crüger, Beitrag zur Stärkemehlkunde. Bot. Zeit. 1854. 3.
10. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.
11. Baranetzky, Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen. Leipzig 1878.
12. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsheim Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, 1885.
13. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884.
14. Strasburger, Das botanische Praktikum. 2. Aufl. Jena 1887.
15. Bredow, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Pringsheim Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII, 1890.
16. A. Meyer, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883.
17. A. F. W. Schimper, Ueber die Gestalten der Stärkebildner und Farbkörper. Bot. Centralblatt, Bd. XII, 1882.
18. Correns, Zur Kenntniss der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen Pringsheim Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XXIII, 1891.
19. A. F. W. Schimper, Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeit. 1883.
20. O. Eberdt, Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. Pringsheim Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XXII, 1890.

Figurenerklärung.

Die Abbildungen wurden mit wenigen Ausnahmen mit dem Prisma gezeichnet bei Anwendung von Zeiss'schen Linsensystemen. Die Nummern des verwendeten Oculars und Objectivs sind in Klammern beigefügt.

Fig. 1—2. Pellionia Daveauana. Ausgewachsene, einfache Stärkekörner (III. E).

Fig. 3—8. Id. Durch conc. Schwefelsäure isolirte Stärkebildner; Fig. 3 noch vollständig geschlossen. (III. E).

Fig. 9a. Id. Stärkekorn mit seitlich verschobenem Chloroplasten (III. E).

Fig. 9—13. Id. Stärkekörner mit secundär gebildeten Auswüchsen, welche durch Verschiebung des Stärkebildners entstanden sind (III. E).

Fig. 14. Id. Junges Stärkekorn mit ringförmig eingeschnürtem Chloroplasten (III. E).

Fig. 15. Id. Stärkekorn mit 2 Chloroplasten, weitere Entwickelungsstufe von Fig. 14 (III. E).

Fig. 16. Id. Stärkekorn mit 2 Chloroplasten, von denen der eine seine Stelle verlassen hat (III. E).

Fig. 17. Id. Stärkekorn mit einem in Theilung begriffenen Chloroplasten (III. E).

Fig. 18—22. Id. Unregelmässig zusammengesetzte Körner, entstanden durch nachträgliche Neubildung von kleinen Körnern im Chloroplasten (III. E).

Fig. 23—24. Id. Regelmässig zusammengesetzte Stärkekörner (III. E).

Fig. 25—28. Id. Successive Entwickelungsstadien von halbzusammengesetzten Körnern (III. E).

Fig. 29. Id. Corrodirtes Korn, das an der Spitze stärker angegriffen wurde als hinten (III. E).

Fig. 30—31. Id. Corrodirte Körner, die am hintern Theile stärker abgeschmolzen sind, als am vordern (III. E).

Fig. 32—38. Id. Verschiedenartig corrodirte Körner (III. E).

Fig. 39. Id. Zwei Epidermiszellen mit Leucoplasten, nach einem mit Gentiana-Violett tingirten Präparate (III. E).

Fig. 40—41. Id. Chloroplasten mit Eiweisskrystallen (III. E).

Fig. 42. Id. Chloroplast mit deutlicher Granastruktur (III. E).

Fig. 43. Id. Chloroplast, nach einem Haematoxylinpräparat gezeichnet. (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4.)

Fig. 44. Id. Junge Zellen des Vegetationskegels mit Leucoplasten (III. E).

Fig. 45—50. Id. In Theilung begriffene Chloroplasten aus dem Vegetationskegel (III. E).

Fig. 51. Scindapsus pinnatifidus Schott. Kern aus einer sehr jungen Epidermiszelle, von Leucoplasten umgeben (III. E).

Fig. 52. Id. Ebenso, aber die Leucoplasten mit mehreren peripherischen Stärkeeinschlüssen (III. E).

Fig. 53. Id. Junge Zellen mit Leucoplasten aus dem Vegetationskegel (Ap. Immers. 1.30. Comp. Oc. 4).

Fig. 54. Canna gigantea. Jüngste Zellen des Vegetationskegels mit den Kern umlagernden Leucoplasten (III. E).

Fig. 55. Id. Etwas ältere Zelle des Vegetationskegels; in den Leucoplasten sind Stärkekörner aufgetreten (III. E).

Fig. 56. Id. Drei junge Stärkekörner mit kappenförmigen Stärkebildnern (III. E)

Fig. 57. Convallaria majalis. Jüngste Zellen des Vegetationskegels des Rhizomes mit den Kern umgebenden Stärkebildnern (III. E).

Fig. 58. Id. Stärkebildner mit Stärkeeinschlüssen, aus einem jungen Blatte eines unterirdischen Ausläufers (III. E).

Fig. 59. Acropera Lodigesii Lindl. Jüngste Zellen des Vegetationskegels mit Leucoplasten (III. E).

Fig. 60. Id. Etwas ältere Zelle, die Leucoplasten sind zum Theil ins Protoplasma hinausgewandert (III. E).

Fig. 61. Odontoglossum Oerstedii. Jüngste Zellen des Vegetationskegels mit Leucoplasten (III. E).

Fig. 62. Id. Eine in Theilung begriffene Zelle; die Tochterkerne sind von Leucoplasten umgeben (III. E).

Fig. 63. Junge Zellen, deren Kern von Leucoplasten umlagert ist, aus dem Vegetationskegel von Stanhopea tigrina.

Fig. 64. Epipactis palustris. Stärkekörner aus einem alten Rhizom (III. E).

Fig. 65. Id. Jüngste Zellen des Vegetationskegels; der Kern ist von Leucoplasten umgeben. (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4.)

Fig. 65a. Id. Kern mit Leucoplasten aus einer etwas älteren Zelle des Vegetationskegels (III. E).

Fig. 66. Id. Zelle aus dem Vegetationskegel, mit Jod (in J.K.) behandelt. Die Leucoplasten mit Stärkeeinschlüssen (III. E).

Fig. 66a. Id. Einzelne Leucoplasten derselben Zelle wie in Fig. 66, grösser dargestellt.

Fig. 67. Id. Zelle aus der Epidermis des Stengels mit langgestreckten, zum Theil biscuitförmig eingeschnürten Chloroplasten (III. E).

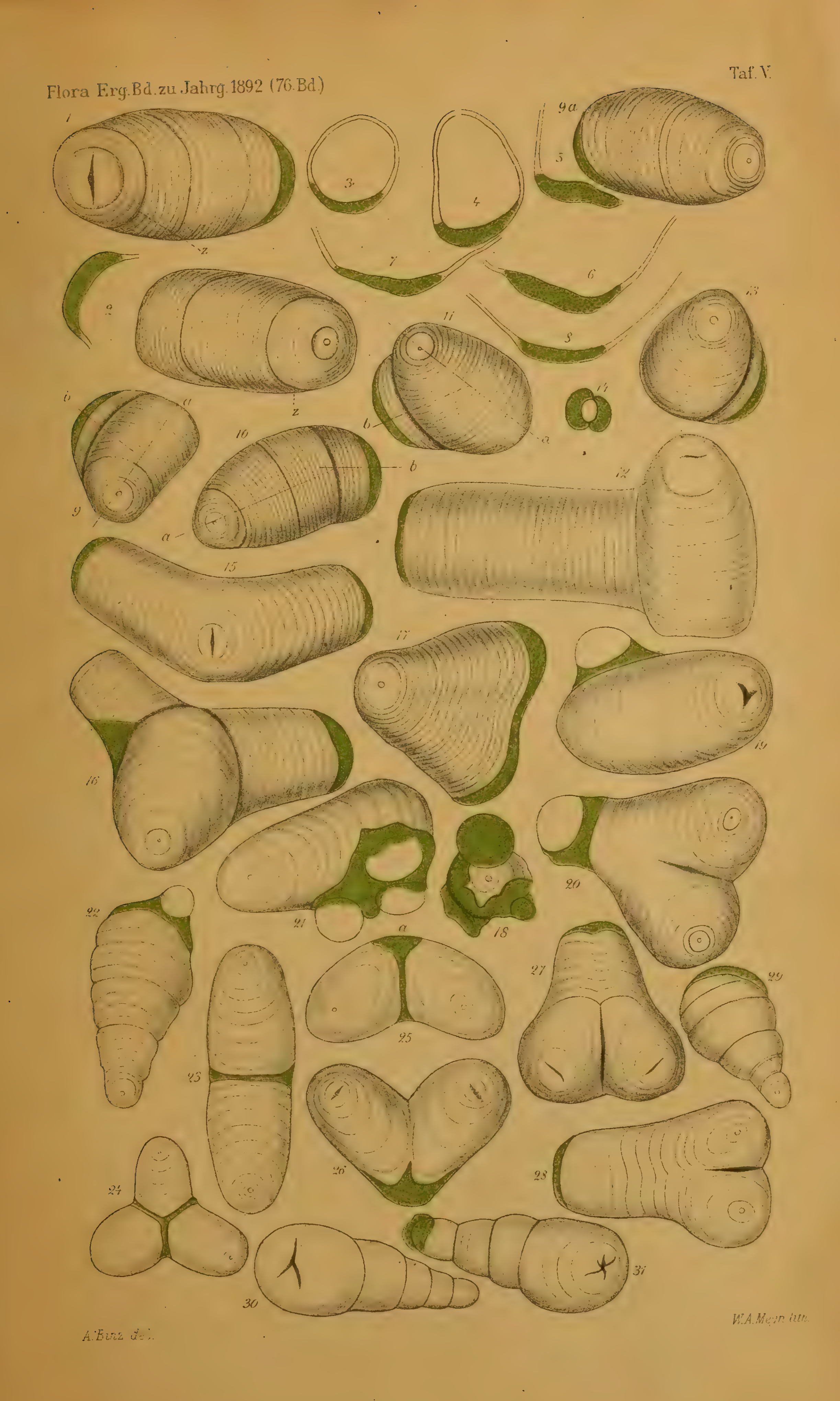
Fig. 68. Id. In Theilung begriffene Chloroplasten aus der Epidermis des Stengels (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4).

Fig. 69. Phajus Wallichii Schott. Kern einer jungen Zelle des Vegetationskegels der Wurzel, von Leucoplasten umgeben (III. E).

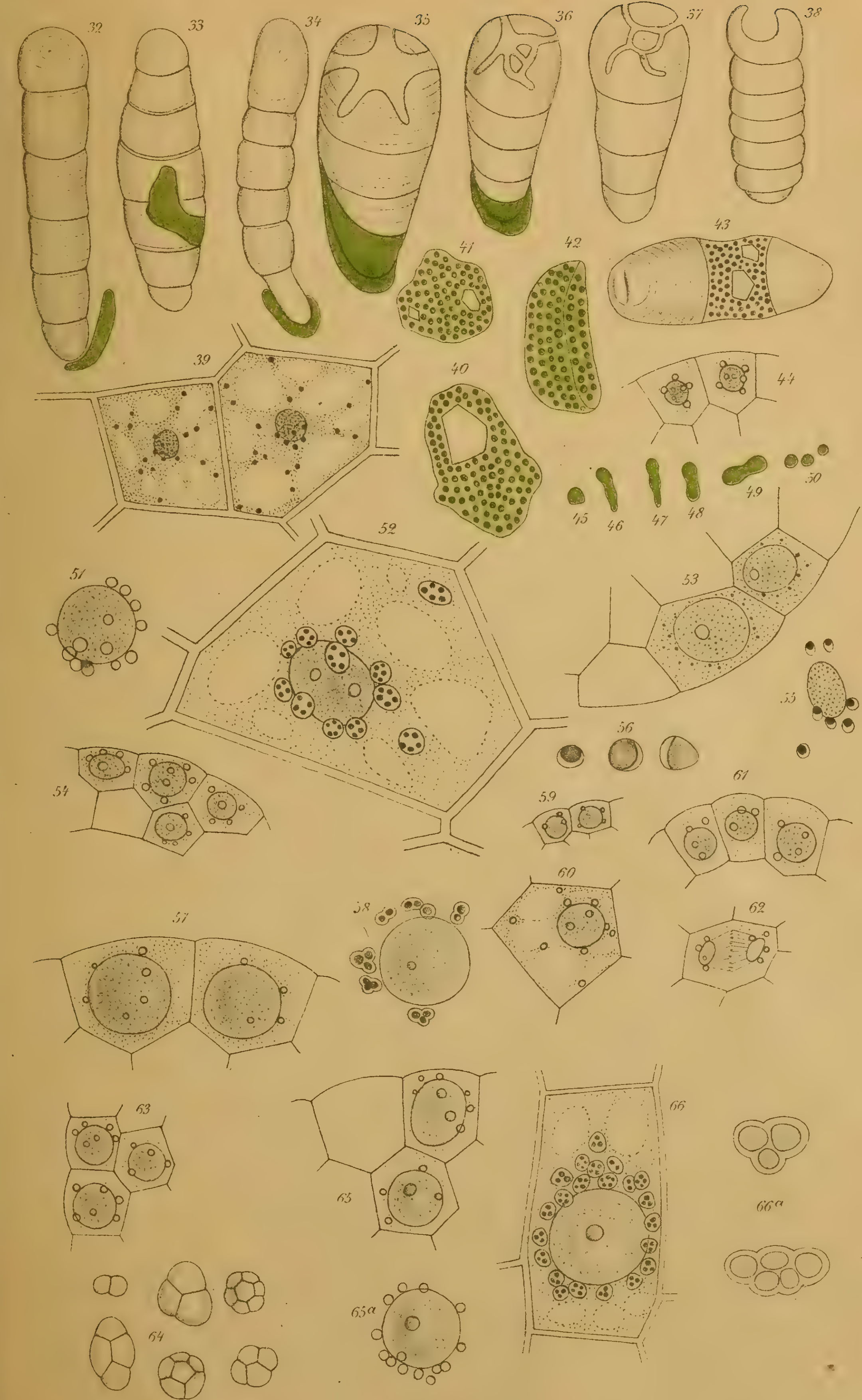
Fig. 70—73. Id. Entwickelungsstadien der aus zwei Theilen bestehenden Stärkebildner. (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4.)

Fig. 74. Id. Stärkebildner mit Stärkeeinschlüssen aus einer jungen Zelle der Wurzel. (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4.)

Fig. 75. Id. Stärkebildner aus dem Vegetationskegel einer Axillarknospe. Im hintern Theile der Stärkebildner eine stärker lichtbrechende Partie. (Homog. Immers. 1.30 Ap., Comp. Oc. 4.)

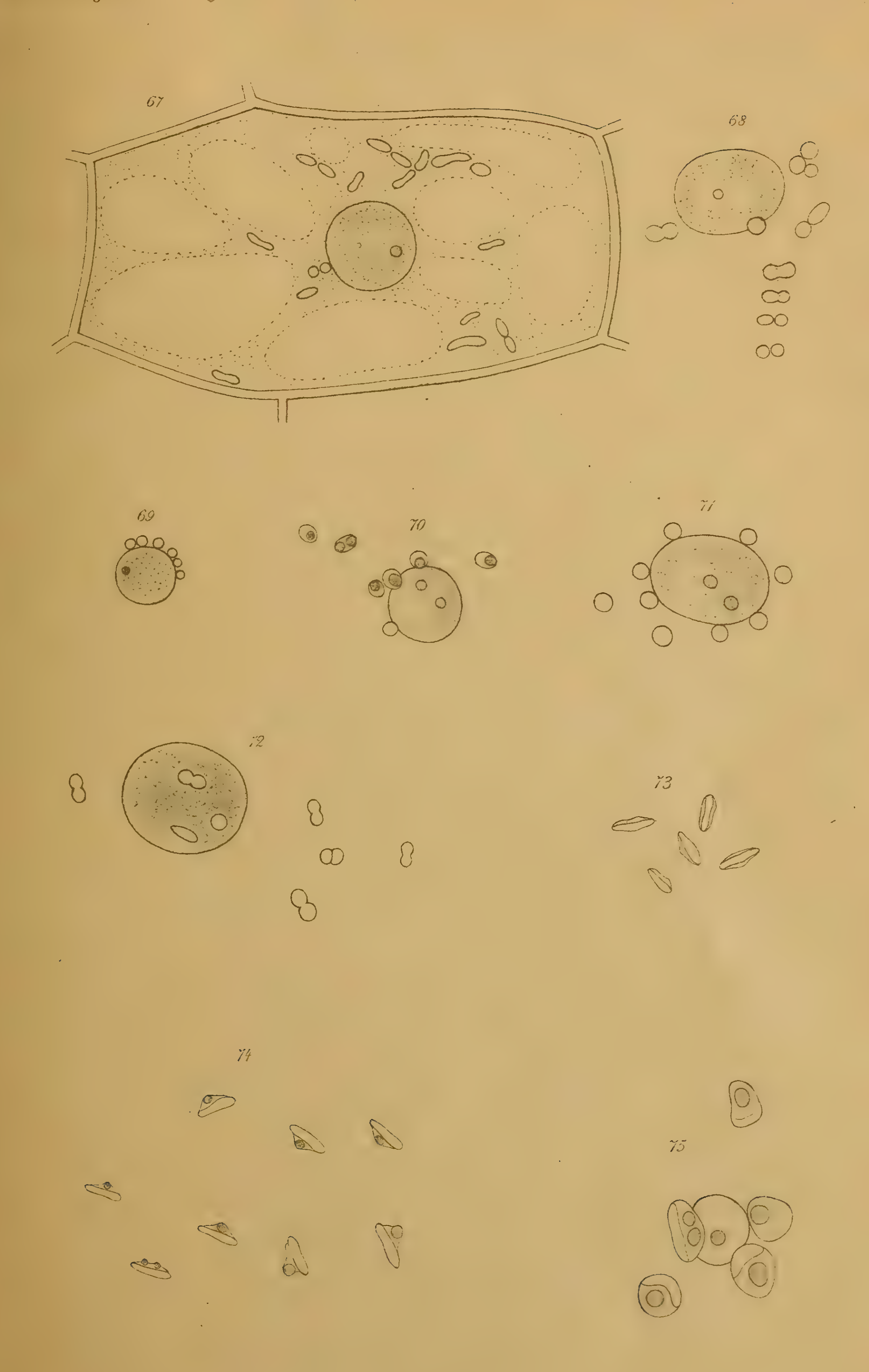

Flora Erg.Bd.zu Jahrg.1892 (76.Bd.)
Taf. V.
W.A.Meyn lith.




32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
65a
66
66a

W. A. Meyn lith.





A. Binz del.



